Georges PRUNUS

Caen 1968

Étude de systématique des populations chez l'Isopode *Jaera (albifrons) albifrons* Forsman

Extrait des
ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE
& GÉNÉRALE

Tome 109 – fascicule 4 – pp. 643-702

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41542711_0030

Extrait des Archives de Zoologie expérimentale et générale
Tome 109, Fascicule 4, Année 1968

ÉTUDE DE SYSTÉMATIQUE DES POPULATIONS CHEZ L'ISOPODE *JAERA (ALBIFRONS) ALBIFRONS* FORSMAN

par

Georges PRUNUS
Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Caen

RÉSUMÉ

Par la comparaison de nombreuses populations d'origines géographiques distinctes, cette étude de systématique évolutive a pour but d'évaluer l'importance des variations intra-spécifiques et de résoudre le problème délicat de la signfication taxinomique et évolutive des formes « *albifrons* » et « *syei* », considérées depuis 1953 (Bocquet) comme deux espèces de la super-espèce *Jaera albifrons*.

La variabilité des caractères morphologiques et écologiques distinctifs et le polymorphisme chromosomique que présente cet Isopode apportent une ébauche de solution à ce problème.

Effectuées au moyen des méthodes classiques d'allométrie et de quelques autres techniques statistiques, les analyses biométriques détaillées de la forme du corps et des variants sexuels portés par les péréiopodes (forme et sétosité des lobes sexuels) ont permis de mettre en évidence des différences quantitatives significatives entre les populations étudiées, dont la nature génétique est indiscutable.

Ainsi, chaque population, géographiquement isolée de ses voisines, présente ses propres caractères biométriques sans qu'on puisse déceler de coupure franche entre deux groupes de populations, ce qui conduit à regrouper les deux formes en une seule et même espèce : *J.* (*albifrons*) *albifrons* Forsman.

Les résultats de l'analyse d'hybrides expérimentaux intra-spécifiques prouvent que ces particularités biométriques sont déterminées par des systèmes géniques multifactoriels autosomiques dont l'action ne se manifeste phénotypiquement que chez les mâles (hérédité du type sex-limited).

* Cette publication constitue la partie principale d'une thèse soutenue le 7 octobre 1968 à la Faculté des Sciences de Caen, en vue de l'obtention du Doctorat d'Etat ès Sciences Naturelles (n° d'enregistrement aux Archives du C.N.R.S. : A.O. 2673).

Lors de ces croisements intra-spécifiques, le système génique responsable du développement le plus faible des lobes et de leur sétosité est, en général, partiellement épistatique par rapport au système homologue.

Cette espèce, particulièrement sédentaire, a donc permis d'analyser avec précision un exemple très net de variation intra-spécifique certainement due au hasard (« random variation »), car les divergences génétiques entre les différentes populations ne semblent pas résulter du jeu de facteurs écologiques.

SUMMARY

By means of comparison of numerous populations from different geographical origins, this study in evolutive systematics intends the solution of taxinomic and evolutive signification of « *albifrons* » and « *syei* » forms which have been elevated to specific rank by C. Bocquet (1953). A considerable geographical variation within these forms will be so precisely demonstrated.

The variability of morphological and ecological distinctive characters and the chromosomal polymorphism of this Isopod show a beginning of solution in these studies.

A detailed biometrical analysis of the body form and the pereiopods sexual variants (form of sexual lobes and number of special setae) was carried out by means of the classical allometry methods and some others statistical technics. This analysis has pointed out quantitative significant differences among the studied populations, the genetic character of which has been established.

Thus, each population, geographically isolated from its adjointing ones, shows its own biometrical characteristics without its existing a clean break between two groups of populations; so, we have to regroup the two forms in a single species : *J.* (*albifrons*) *albifrons* Forsman.

The analysis of intra-specific experimental hybrids brings out that these biometrical particularities are determined by autosomic polygenic systems, the phenotypic influence of which appears only among the males (sex-limited heredity).

In this intra-specific hybridization, it exists a partial dominance (or more likely epistasis) of the genic system that settles the lower development rate of the sexual lobes and their setae.

In this variation pattern, the genetic differences between the several demes do not seem to be correlated with ecological factors; therefore, the author thinks that this very sedentary species provides us an important and typical example of random demic variation.

UNIV. LEIDEN BIBL.

SOMMAIRE

Introduction 646

PREMIÈRE PARTIE

Observations morphologiques, biogéographiques et cytogénétiques sur l'espèce *Jaera (albifrons) albifrons* Forsman 648

CHAPITRE I. — Caractères morphologiques de l'espèce *Jaera* (*albifrons*) *albifrons* .. 648
A. — Historique de la systématique de la super-espèce *Jaera* (*albifrons*) 649
B. — Caractères morphologiques qualitatifs des formes « *albifrons* » et « *sqei* » .. 649
C. — Variabilité des caractères distinctifs de l'espèce *Jaera* (*albifrons*) *albifrons*. 650

CHAPITRE II. — Répartition géographique et préférences écologiques de *Jaera* (*albifrons*) *albifrons* 651
A. — Aires d'extension 651
B. — Préférences écologiques 653
C. — Origine des populations étudiées 653

CHAPITRE III. — Le polymorphisme chromosomique de l'espèce *Jaera* (*albifrons*) *albifrons* 657
A. — Travaux de STAIGER, BOCQUET et LÉCHER 657
B. — Analyse des populations bretonnes 658

DEUXIÈME PARTIE

Analyse biométrique comparée de populations de l'espèce *Jaera (albifrons) albifrons* 659

CHAPITRE I. — Techniques d'étude 659
A. — Techniques d'élevage et de mesures 659
B. — Méthode d'étude de l'allométrie 661
C. — Autres techniques statistiques 662

CHAPITRE II. — Le gradient d'allométrie du corps 663
A. — Analyse des résultats 663
B. — Essai d'interprétation 678

CHAPITRE III. — Caractères allométriques des périopodes 679
A. — Analyse des résultats 679
B. — Essai d'interprétation 681

CHAPITRE IV. — Analyse quantitative de la sétosité des lobes sexuels 682
A. — Corrélation entre le nombre des soies et la taille 683
B. — Variabilité de la sétosité moyenne 687

TROISIÈME PARTIE

Analyse d'hybridations expérimentales 690

CHAPITRE I. — Hybridation expérimentale entre individus de Biarritz et individus de Den Helder 690

CHAPITRE II. — Autres hybridations expérimentales 691

Conclusions générales 694

Bibliographie 698

INTRODUCTION

Selon la définition désormais classique, donnée par MAYR (1942, 1947, 1953, 1963), « l'espèce est un groupe de populations naturelles dont les individus sont réellement ou potentiellement capables de se reproduire entre eux, mais ne se reproduisent pas avec les individus d'autres groupes spécifiques, dont ils demeurent ainsi sexuellement isolés ». Cette définition constitue la base de la systématique évolutive et prouve, à l'évidence, comme BOCQUET l'a souligné en 1953, que celle-ci peut aussi être qualifiée de systématique des populations.

L'étude de telles populations naturelles, dont la constitution s'est avérée extrêmement complexe, a permis d'analyser de nombreux cas de spéciation ou de sub-spéciation dans plusieurs groupes d'animaux, notamment chez les Oiseaux, les Mammifères, les Gastropodes terrestres et les Insectes.

Pour mettre en évidence ce travail de l'évolution, le systématicien moderne doit faire appel aux disciplines les plus diverses, telles que la morphologie, la biogéographie, l'écologie, la cytologie, la biochimie, la génétique et la biométrie.

Cette dernière nécessite le recours à des techniques mathématiques et statistiques de plus en plus complexes (G. TEISSIER, 1935, 1948, 1958; F. YATES, 1950; C. R. RAO, 1952; P. JOLICŒUR, 1959, 1963, 1965), encore généralement considérées comme d'accès fort délicat pour les biologistes.

Basés essentiellement sur des méthodes morphologiques, biométriques et génétiques, les travaux de BOCQUET (1953) ont décelé un bel exemple de spéciation chez l'Isopode *Jaera albifrons* Leach. BOCQUET a traduit le polytypisme de cet Asellote en lui conférant le rang de super-espèce, englobant six espèces différentes, ayant toutefois à peine dépassé le niveau spécifique.

Ce travail fondamental a suscité de multiples compléments ou révisions qui font l'objet de nouvelles recherches entreprises en France par l'école progressivement constituée (J. J. CLÉRET, P. LÉCHER, G.

PRUNUS et M. SOLIGNAC) autour de C. BOCQUET. Par exemple, si la conception superspécifique de *Jaera albifrons* reste indiscutable, ainsi que la validité de la plupart des espèces redéfinies en 1953, il s'est avéré depuis une dizaine d'années (premières observations de C. BOCQUET et A. LEMERCIER) que le problème systématique des formes considérées alors comme espèces, *albifrons* et *syei*, devait être remis en chantier et entièrement reconsidéré par le biais d'une comparaison de nombreuses populations d'origines géographique distinctes. Ma contribution au travail de l'équipe que nous formons a précisément consisté à essayer, par l'étude essentiellement biométrique de nombreuses populations appartenant aux formes *albifrons* et *syei*, d'évaluer l'importance des variations intra-spécifiques et de résoudre le problème délicat de la signification taxinomique et évolutive de ces deux formes. Utilisant par anticipation la conclusion que je proposerai à la fin de ce travail, je les considérerai, dès à présent, pour la clarté de l'exposé, comme appartenant à une même espèce, *Jaera* (*albifrons*) *albifrons* Forsman.

Dans la première partie de ce mémoire, je m'attacherai à rappeler ou à définir les caractères morphologiques, biogéographiques, écologiques et cytogénétiques de cette espèce.

Après un examen critique des techniques statistiques utilisées, la seconde partie de ce travail sera consacrée à l'analyse des différentes comparaisons biométriques réalisées entre des populations d'origines géographiques variées.

Dans une troisième partie seront exposés les résultats d'hybridations expérimentales effectuées au laboratoire entre certaines des populations étudiées.

Enfin, après avoir apporté le maximum de justifications à la conclusion taxinomique déjà énoncée, je discuterai de l'importante variation mise en évidence pour l'espèce.

PREMIÈRE PARTIE

OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES, BIOGÉOGRAPHIQUES, ÉCOLOGIQUES ET CYTOGÉNÉTIQUES SUR L'ESPÈCE *JAERA (ALBIFRONS) ALBIFRONS FORSMAN*

CHAPITRE I

Caractères morphologiques de l'espèce *Jaera (albifrons) albifrons*

Les *Jaera albifrons* sont des Crustacés Péracarides marins qui appartiennent à l'ordre des Isopodes, au sous-ordre des Asellotes et à la famille des Janiridae (Fig. 1). Ce sont des animaux de petite taille ne présentant pas de stade adulte définitif; il existe un important dimorphisme sexuel, les mâles, toujours plus petits que les femelles, ne dépassant que très rarement 3 mm.

Après un rappel de la position systématique de ces animaux et des caractères morphologiques qualitatifs des formes *albifrons* et *syei*, ce chapitre permettra de définir les caractères propres à l'espèce qui fait l'objet de ce travail, et d'indiquer l'importance de la variabilité qui les affecte.

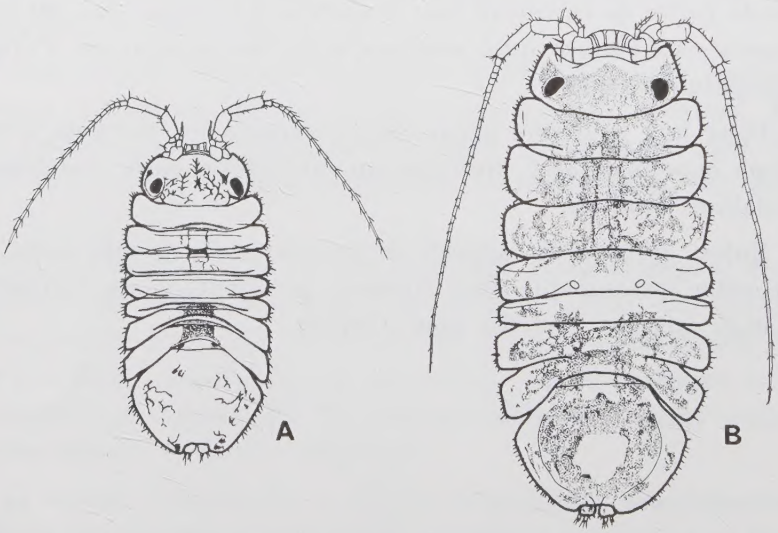

FIGURE 1
Jaera (albifrons) albifrons : mâle (A) et femelle (B).

A. — *Historique de la systématique de la super-espèce* Jaera albifrons.

Après une première observation contestée de Fabricius (1780), c'est Leach qui, en 1813-14, créa le genre *Jaera* et plus particulièrement, une espèce *Jaera albifrons*, évidemment considérée alors comme monotypique.

Malgré des observations assez poussées (Sye, 1887; Kesselyak, 1936), ce n'est qu'à partir de 1944 que fut soulevé le problème du polytypisme de cet Isopode. Forsman (1944, 1949) en reconnut quatre formes distinctes qu'il éleva au rang de sous-espèces, puis Bocquet (1950, 1953) y ajouta deux autres formes et surtout proposa, à la suite d'un énorme travail expérimental, de considérer les six différentes unités taxinomiques reconnues chez les *Jaera albifrons* (= *Jaera marina*), non pas comme des sous-espèces ou des races, mais comme autant d'espèces. Les *Jaera albifrons*, dans leur ensemble, constituaient donc, selon lui, une super-espèce comprenant six espèces :

— *J.* (*albifrons*) *ischiosetosa* Forsman;
— *J.* (*albifrons*) *posthirsuta* Forsman;
— *J.* (*albifrons*) *praehirsuta* Forsman;
— *J.* (*albifrons*) *albifrons* Forsman;
— *J.* (*albifrons*) *syei* Bocquet;
— *J.* (*albifrons*) *forsmani* Bocquet.

La nomenclature trinominale qu'il adopta initialement pour les désigner provoqua quelque confusion dans l'esprit de certains carcinologues qui continuèrent quelque temps à parler de sous-espèces (voir par exemple Naylor, Slinn et Spooner, 1961). Afin d'éviter cet écueil, nous fûmes conduits à adopter (Bocquet et Prunus, 1963) l'usage de parenthèses entourant le terme *albifrons*, cette symbolique particulière permettant de nommer les espèces d'une super-espèce.

Ces six formes présentent en commun de très nombreux caractères qui font qu'elles s'écartent très nettement de toutes les autres espèces du genre *Jaera*.

Les arguments de Bocquet pour justifier ces distinctions sont multiples et d'ordres très variés, le principal étant l'aspect particulier des caractères sexuels secondaires portés par les mâles de chaque espèce, alors que les femelles présentent des morphologies pratiquement identiques.

A ce critère qualitatif important s'ajoutent des différences biométriques apparemment significatives (Bocquet, 1953; Bocquet et Prunus, 1963), des préférences écologiques assez distinctes (du moins, sur les côtes bretonnes) et des garnitures chromosomiques différentes (Staiger et Bocquet, 1956; Lécher, 1963).

B. — *Caractères morphologiques qualitatifs des formes* albifrons *et* syei.

C'est à la suite d'une comparaison attentive de plusieurs populations de la région de Roscoff et d'une population balte, provenant de Kiel, que Bocquet avait distingué les deux « espèces » *albifrons* et *syei*.

Les mâles des deux formes présentent, sur les carpodites des deux paires postérieures de péréiopodes (P_6 et P_7), des lobes internes ornés de soies spéciales dites « en crochet ». Cependant, chez ces deux populations, la forme du lobe et le nombre de soies en crochet diffèrent assez nettement : les lobes de la population de Roscoff, « aplatis en forme de goutte pendante, se projettent au-dessus du bord interne du propodite » et ne portent que sept à huit soies, tandis que, chez les mâles de Kiel, « l'élargissement des carpopodites des P_6 et P_7 intéresse toute la moitié distale de cet article » et qu'on peut y dénombrer jusqu'à 25 ou 30 soies.

La garniture de soies de la zone marginale du pléotelson est beaucoup plus abondante chez les individus de Kiel que chez ceux de Roscoff, fournissant ainsi un argument morphologique supplémentaire.

A ces différences morphologiques entre les deux populations, s'ajoutaient des différences biométriques et écologiques qui seront évoquées plus loin.

C. — *Variabilité des caractères distinctifs de l'espèce* Jaera (albifrons) albifrons.

Une simple étude descriptive des nombreuses populations récoltées le long des côtes continentales d'Europe Occidentale, considérées comme appartenant à l'une ou à l'autre des deux formes, a permis de constater une très grande variabilité dans l'expression de ces caractères morphologiques. Si certaines populations se rapprochent des types décrits initialement, la plupart d'entre elles présentent des caractères intermédiaires qui interdisent toute classification.

De plus, cette variabilité se retrouve, très généralement, à l'intérieur même de chaque population, d'un individu à l'autre, ce qui enlève à ces caractères une grande partie de leur portée systématique discriminante.

Ainsi, la forme et la sétosité des lobes sexuels varient d'une population à l'autre (Fig. 2), les deux populations-types (Kiel et Roscoff) ne représentant en fait que de unités assez éloignées le long de cet intervalle de variation; seule une étude quantitative devait permettre d'apprécier l'importance de cette variabilité :

a) d'une populaton à l'autre,

b) à l'intérieur d'une population donnée :

— en fonction de la croissance;

— parmi un lot d'individus mâles de même classe de taille.

Cependant, la simple observation d'un très grand nombre d'individus permet d'établir un fait essentiel : il existe une certaine interdépendance entre la forme du lobe sexuel et l'importance de sa sétosité, le nombre de soies augmentant en fonction de l'allongement de la zone d'insertion, parallèle au grand axe du carpopodite, en direction de la région médiane de ce carpopodite; l'aspect « en forme de goutte pendante » semble donc entraîner un nombre de soies assez restreint. Aucune analyse biométrique ne pourrait, hélas, rendre compte avec précision de ce fait car, d'une part il n'existe aucun repère précis permettant la mesure linéaire de cette zone d'insertion, d'autre part, l'analyse planimétrique ne présenterait aucun intérêt dans ce cas.

Quant aux soies qui ornent la zone marginale du pléotelson, leur nombre varie d'une population à l'autre (Fig. 3) sans qu'on puisse établir de coupure nette entre

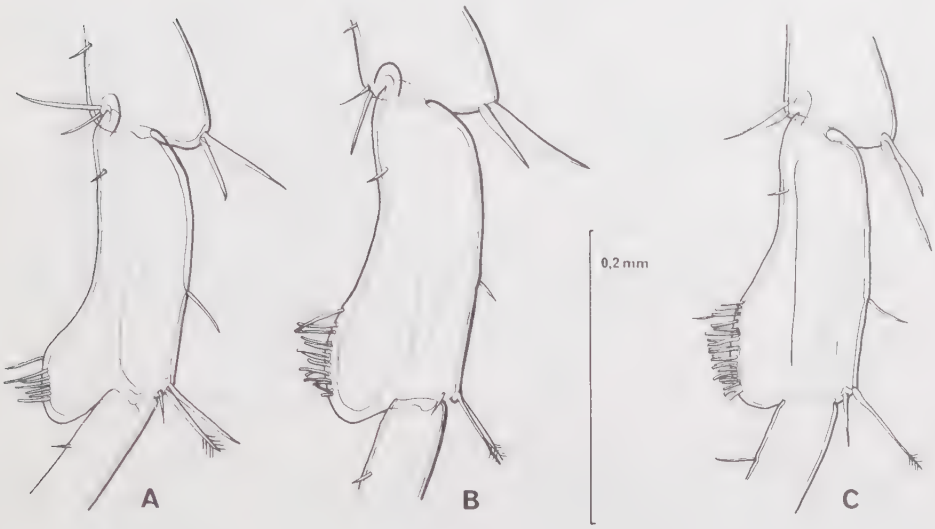

FIGURE 2
Carpopodites de P_6 de mâles appartenant à trois populations différentes :
A. — Grève Saint-Michel
B. — Wilhelmshaven
C. — Den Helder

des groupes de populations; l'ordre ne coïncide d'ailleurs pas avec celui qu'on peut déduire du nombre de soies en crochet. D'autre part, je n'ai pu observer, contrairement à ce qu'indiquent HARVEY et NAYLOR (1968), une longueur plus importante des soies marginales qui correspondrait au type *syei*.

CHAPITRE II

Répartition géographique et préférences écologiques de *Jaera (albifrons) albifrons*

A. — *Aires d'extension.*

La super-espèce *Jaera albifrons* présente une très vaste répartition géographique dans les régions tempérées et froides de l'hémisphère Nord; elle a ainsi été signalée en de nombreux points des côtes européennes, mais aussi sur le littoral atlantique de l'Amérique du Nord. Cependant, seules les données assez récentes permettent de localiser les aires habitées par l'espèce *albifrons*. Celle-ci occupe très certainement toutes les côtes occidentales de l'Europe, des côtes Cantabriques, au Nord de l'Espagne, jusqu'à Olderfjörden (Norvège) au-delà du Cercle Polaire, y compris les Iles Britanniques et tout le pourtour de la mer Baltique.

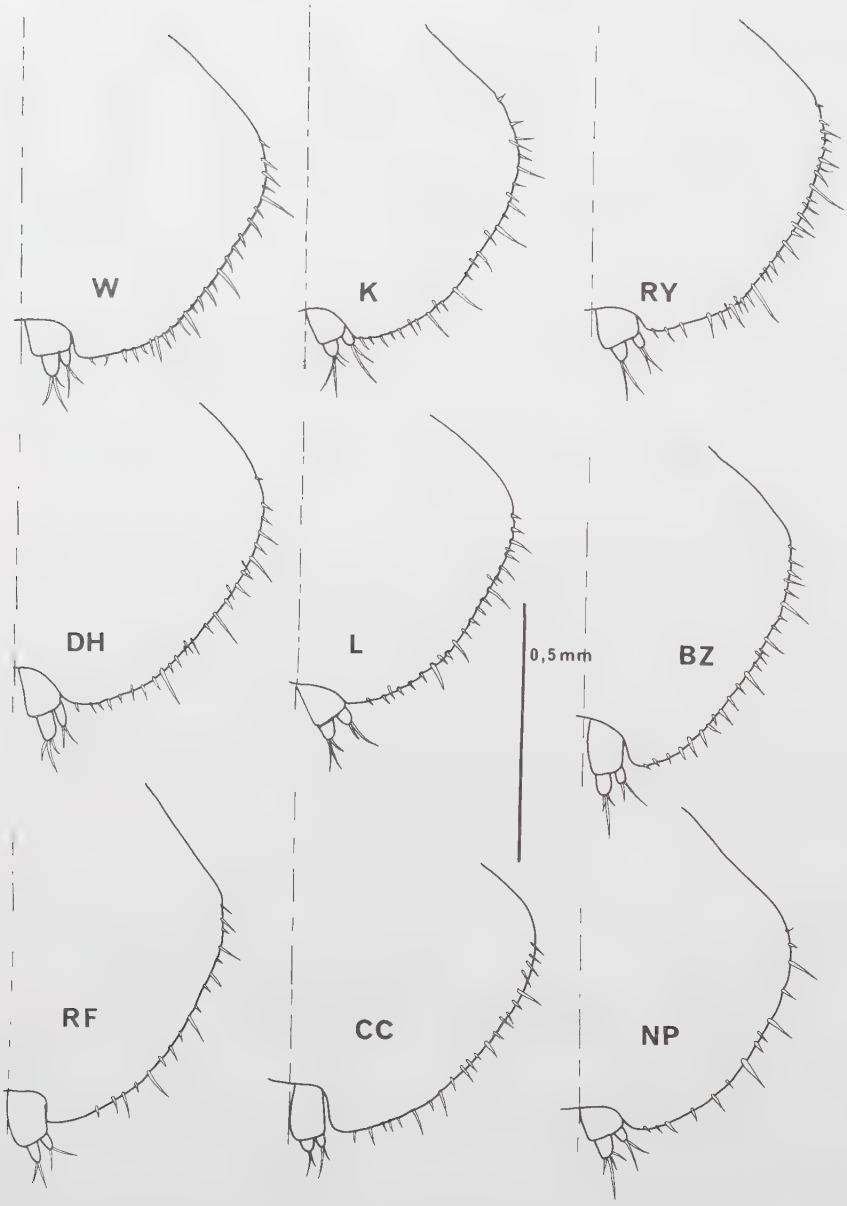

FIGURE 3
Variation de la forme du pléotelson et de sa garniture marginale de soies chez différentes populations de l'espèce *albifrons* :
Wilhelmshaven (W), Kiel (K), Royan (RY), Den Helder (DH), Luc (L), Biarritz (BZ), Roscoff (RF), Concarneau (CC) et Newport (NP).

De plus, elle est connue des côtes occidentales du Groenland et des côtes orientales d'Amérique du Nord.

Il semble donc que ce soit, parmi les espèces de la super-espèce *Jaera albifrons*, la plus répandue, son aire d'extension correspondant pratiquement à celle de la super-espèce; elle peut donc vivre souvent en sympatrie avec une autre espèce, *praehirsuta, forsmani* ou *ischiosetosa* en Europe, *praehirsuta, forsmani* ou *posthirsuta* en Amérique du Nord.

Je dois signaler également une certaine inégalité dans l'abondance et la densité des populations; par exemple, sur les côtes bretonnes, elles sont très nombreuses mais toujours constituées d'un nombre assez restreint d'individus, alors qu'on observe pratiquement le contraire en mer du Nord.

B. — *Préférences écologiques.*

Pour l'ensemble des *Jaera albifrons*, C. Bocquet a mis en évidence, au moins pour la région de Roscoff, des préférences écologiques nettes pour chaque espèce : les quatre formes présentes localement occupent des bandes intercotidales régulièrement étagées, les *albifrons* se situant au niveau des hautes mers de morte-eau, souvent associées aux populations de *Sphaeroma serratum*. La forme *syei* de Kiel se situe au même niveau et semblait donc la remplacer écologiquement sur les côtes de la mer Baltique.

Ce niveau se caractérise, selon qu'il est battu ou abrité, par la présence de *Fucus spiralis* ou de *Fucus vesiculosus*, juste sous la zone à *Pelvetia canaliculata*.

Le plus souvent, les *Jaera* sont rassemblées à la face inférieure des pierres ou dans les fentes des rochers, se protégeant ainsi contre la dessiccation et la lumière.

Cependant cette zone d'habitat ne semble pas aussi rigoureusement définie sur les côtes britanniques et scandinaves : d'une part, elle peut être plus largement étendue du fait de l'absence de compétition avec des espèces voisines; d'autre part, les *Jaera* (*albifrons*) *albifrons* se trouvent parfois sur les algues ou dans des moulières.

Une grande instabilité de la zone intercotidale, telle qu'on peut l'observer à Luc-sur-mer (Calvados), perturbe ce bel étagement et entraîne localement un mélange des différentes formes présentes (*albifrons* et *praehirsuta* en l'occurrence).

Je dois également signaler que, sur nos côtes, l'espèce *albifrons* est toujours absente des zones où l'on note un apport d'eau douce, elle est remplacée dans ces milieux eurhyalins par l'espèce *ischiosetosa;* sa présence dans les eaux peu salées de la mer Baltique peut donc paraître surprenante, mais elle y occupe un niveau toujours plus bas (algues) que les *ischiosetosa* (I. Haahtela, 1965). L'importance du facteur salinité, auquel C. Harvey et E. Naylor accordent une valeur systématique importante, sera discutée plus loin.

C. — *Origine des populations étudiées.*

Une prospection très importante des côtes d'Europe occidentale a été effectuée par mon ami P. Lécher et par moi-même. Plus de 50 populations ainsi récoltées

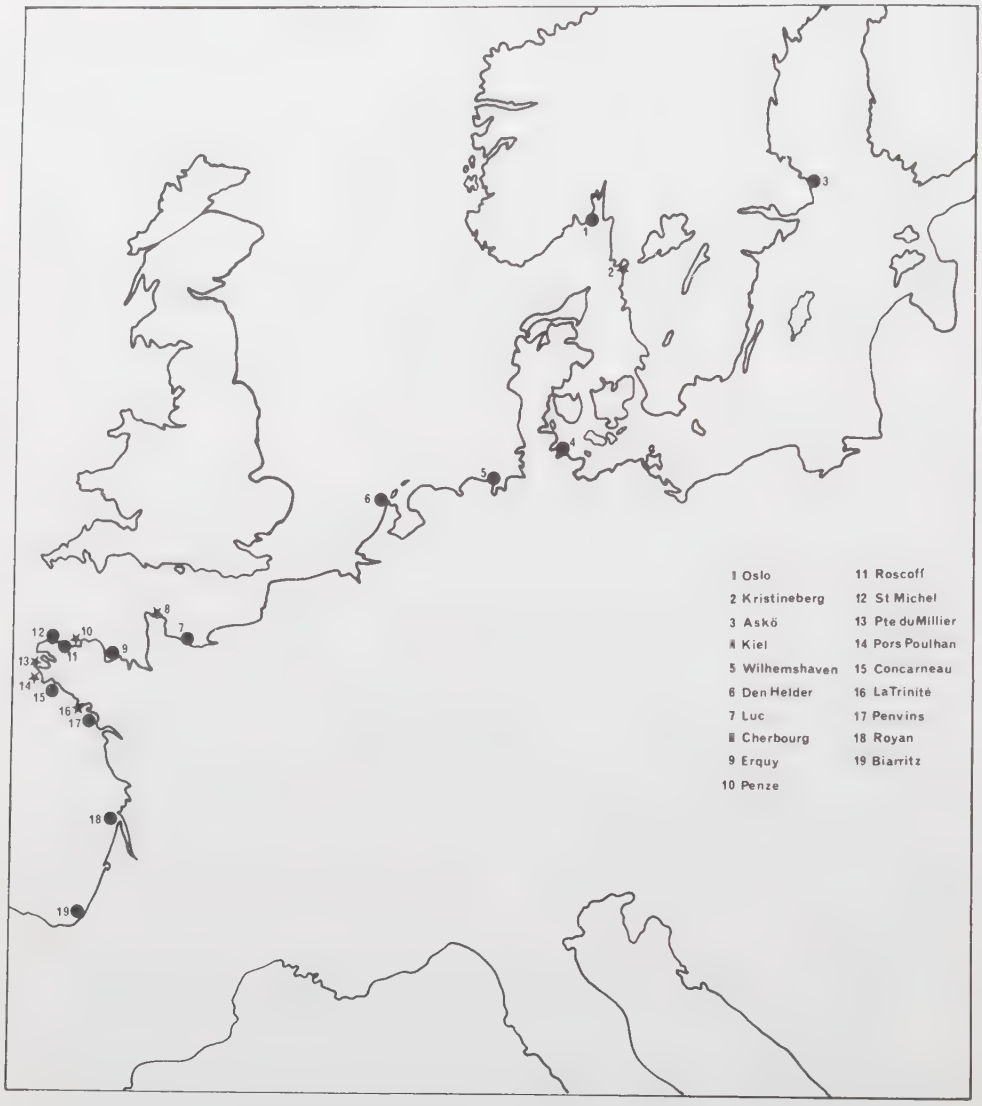

FIGURE 4
Répartition géographique des populations européennes analysées.

ont fait l'objet de notre part d'une analyse chromosomique et d'un examen morphologique très précis (Fig. 4).

La concentration beaucoup plus importante des points de récolte sur les côtes de Bretagne (Fig. 5) s'explique essentiellement par le fait, qu'à la suite de nos premières observations (P. LÉCHER, 1964; C. BOCQUET et G. PRUNUS, 1967), il nous avait semblé possible d'envisager que la forme *albifrons*, était limitée à ces seules côtes.

FIGURE 5
Stations de récolte dans l'Ouest de la France.

Parmi cet ensemble, 19 populations, maintenues en élevage massal au laboratoire, ont été choisies pour faire l'objet d'une analyse biométrique détaillée. Les stations d'où elles proviennent seront rapidement décrites, chaque population étant dénommée en fonction du lieu de récolte ou d'une localité voisine de celui-ci; une abréviation a été choisie pour la désigner dans la suite de ce mémoire.

1. — Biarritz BZ.

Récoltée au lieu dit Haiçabia, entre St-Jean-de-Luz et Hendaye; individus assez nombreux se cachant sous de grosses plaques schisteuses immergées en ce lieu très battu (algues inexistantes).

2. — Royan RY.

Récoltée sur la plage même de Royan, sous les galets épars dans un faciès sableux.

3. — Penvins PV.

Pointe abritée située entre l'estuaire de la Vilaine et le Golfe du Morbihan; les individus se trouvent au niveau des *Fucus spiralis,* sous une plateforme de gneiss en pente douce.

4. — La Trinité LT.

Récolte au pied du phare de Kernevest, entre Locqmariaquer et La Trinité, dans de gros éboulis de gneiss; dans ce faciès abrité, les *Jaera* se trouvent au niveau des *F. spiralis*.

5. — Concarneau CC.

A l'extrémité Ouest de la plage, à l'ouest de la ville, dans une zone battue, les individus ont été récoltés dans de gros blocs granitiques, au niveau supérieur des *F. vesiculosus*.

6. — Pors Poulhan PP.

Récolte à l'entrée Est de ce village, situé dans la baie d'Audierne, sous des plaques de schiste délitées, dans une zone battue (*F. vesiculosus*).

7. — Pointe du Millier PM.

Cette pointe est située entre la Pointe du Raz et Douarnenez; les animaux ont été récoltés dans un chaos d'énormes blocs granitiques très battus.

8. — Grève Saint-Michel SM.

A 40 km environ à l'ouest de Roscoff, près de Plouguerneau, récolte dans de gros blocs granitiques à droite de la plage; la population est très peu abondante, dans de petites cuvettes abritées (*F. spiralis*).

9. — Roscoff RF.

Population des « Hôtels », déjà étudiée par C. Bocquet en 1948-1952. Une récolte effectuée quinze ans plus tard indique une forte diminution de la densité de la population.

10. — Estuaire de la Penzé PZ.

Près de Roscoff, entre les villages de Kériven et de St-Yves, récolte en un lieu très abrité sous de petits blocs de diorite épars dans un faciès légèrement envasé.

11. — Erquy ER.

Sur cette plage de la baie de Saint-Brieuc, près d'une petite digue, les individus ont été récoltés sous les pierres, dans les petites mares.

12. — Cherbourg CH.

A Equeurdreville, à l'ouest de Cherbourg, récolte à un très haut niveau, sous des plaques de schiste délitées légèrement envasées (zone bien abritée).

13. — Luc-sur-Mer L.

Récolte à Roque-Mignon, platier rocheux situé à 1 km environ à l'est du Laboratoire de Biologie marine, où presque chaque marée remet en cause toute zonation.

14. — Den Helder DH.

Récolte près de cette station maritime hollandaise, située à l'extrême pointe Sud du Zuiderzee, dans une zone très battue.

15. — Wilhelmshaven W.

Ville allemande située sur le Golfe de Jade (Mer du Nord) ; récolte près de l'aquarium, dans un faciès vaseux moyennement battu, parmi une population très dense, sous les pierres.

16. — Kiel K.

Récolte effectuée par le personnel du Laboratoire de Kiel (Baltique) au même lieu que la population déjà étudiée par C. Bocquet.

17. — Askö (Suède) A.

Les animaux nous ont été expédiés par les responsables du Laboratoire maritime de cette localité, située à 200 km environ au Nord de Stockholm, à l'entrée de la mer de Botnie.

18. — Kristineberg KB.

Récolte à l'entrée du Gullmarfjord, à 140 km au Nord de Göteborg, à un niveau moyen, parmi les *Fucus serratus*.

19. — Oslo O.

Récolte sur la côte Ouest du fjord d'Oslo, à 200 km environ au Sud de cette ville, à un niveau moyen battu, parmi les *F. serratus*.

A ces populations européennes, il convient d'ajouter une population américaine provenant de Newport (NP), dans le Rhode-Island, élevée aux laboratoires de Caen et de Gif-sur-Yvette depuis 1959, à partir d'un échantillon expédié par H. R. Staiger.

Chapitre III

Le polymorphisme chromosomique de l'espèce *Jaera (albifrons) albifrons*

A. — *Travaux de* Staiger, Bocquet *et* Lécher.

Les travaux de Staiger et Bocquet (1956) ont permis de montrer que chaque forme de la super-espèce *Jaera albifrons* se caractérisait cytogéniquement par une ou plusieurs garnitures chromosomiques particulières, la population étudiée de la forme *albifrons* (Roscoff) présentant justement plusieurs formules pouvant se ramener, soit à $2n\ \delta = 18$, soit à $2n\ \delta = 20$.

L'important travail de Lécher (1964, 1968) a mis en évidence, par l'étude des populations échelonnées le long des côtes ouest-européennes, un important polymorphisme chromosomique de type robertsonien pour la forme *syei*. En fait, Lécher a pris soin d'étudier, parmi les populations définies plus haut et quelques autres, celles dont les mâles présentaient un grand nombre de soies en crochet, c'est-à-dire celles se rapprochant le plus du type *syei* défini par Bocquet.

Ce polymorphisme se manifeste par une diminution progressive du nombre diploïde de part et d'autre de Wilhelmshaven ($2n$ ♂ $= 28$), les deux populations extrêmes étant Biarritz ($2n$ ♂ $= 18$) et Oslo ($2n$ ♂ $= 22$).

B. — *Analyse des populations bretonnes.*

Pour l'ouest de la France, les populations-types indiquées par Lécher sont : Royan ($2n$ ♂ $= 20$) et Penzé et Erquy ($2n$ ♂ $= 22$), les population intermédiaires, c'est-a-dire essentielement celles du Sud de la Bretagne, présentant en général très peu de soies.

Afin de déceler d'éventuelles différences chromosomiques entre les formes *albifrons* et *syei*, plusieurs populations de cette région ont été analysées, toujours selon la même technique, par Lécher et moi-même.

Cette analyse, dont les résultats seront indiqués de façon détaillée dans une note ultérieure, permet dès à présent d'affirmer l'absence de discontinuité entre les deux formes.

Les populations de Penvins, de Concarneau, de Pors Poulhan et de la Pointe du Millier présentent toutes une formule homogène, identique à celle de la population de Royan : $2n$ ♂ $= 20$.

La population de la Grève Saint-Michel présente une hétérogénéité de même type que celle de sa voisine de Roscoff; on y retrouve d'ailleurs les mêmes différentes formules. Il est possible de considérer cette région comme une zone de recouvrement, mais peut-être peut-on aussi, conformément à l'interprétation de P. Lécher (1968), rapprocher ce fait de l'envahissement progressif des territoires occupés par les *albifrons* par les *forsmani*, dont nous avons plus particulièrement constaté la coexistence en ces deux lieux.

Les résultats de cette analyse chromosomique complémentaire sont en harmonie avec les conclusions essentielles du travail de P. Lécher, permettant ainsi d'inclure l'ensemble des populations européennes analysées des formes *albifrons* et *syei* dans le cline chromosomique défini (P. Lécher, 1964, 1968). Ce fait constitue un argument important pour le regroupement des *albifrons* et des *syei* en une seule espèce, le polymorphisme chromosomique de type robertsonien ainsi établi ne constituant qu'un des aspects de l'importante variabilité que l'analyse biométrique mettra en évidence.

Les travaux de C. Bocquet (1953), portant sur un nombre assez réduit de populations provenant, pour la plupart, d'une région limitée (Roscoff et environs), l'ont conduit très logiquement à distinguer six espèces distinctes bien que très voisines.

Dans cette première partie, je me suis efforcé de réunir tous les faits, de natures très diverses, qui ont conduit peu à peu à douter du bien-fondé de la distinction taxinomique de deux de ces espèces : *albifrons* et *syei*.

A l'exception de l'analyse cytogénétique, les autres observations (morphologiques, biogéographiques et écologiques), purement qualitatives, n'apportent qu'une ébauche de solution à ce problème assez complexe et justifient donc l'analyse biométrique détaillée entreprise, dont les résultats seront exposés dans la deuxième partie de ce mémoire.

DEUXIÈME PARTIE

ANALYSE BIOMÉTRIQUE COMPARÉE DE POPULATIONS DE L'ESPÈCE *JAERA (ALBIFRONS) ALBIFRONS*

CHAPITRE I

Techniques d'étude

A. — *Techniques d'élevage et de mesures.*

Comme je l'ai déjà signalé, toutes les études biométriques ont été effectuées sur des populations d'élevage constituées à partir de récoltes toujours suffisamment importantes pour qu'on puisse les considérer comme représentatives des populations naturelles considérées.

Ces élevages ont été maintenus au laboratoire dans des conditions aussi uniformes que possible. Ce point est capital, car il permet d'affirmer que les différences observées entre les diverses populations sont de nature génétique indiscutable puisqu'elles se sont maintenues durant de nombreuses générations.

De plus, cette méthode permet d'obtenir des hybrides expérimentaux en nombre important et d'entreprendre des comparaisons valables entre ces populations d'hybrides et leurs formes parentes.

Il convient d'ailleurs de signaler que les populations ainsi élevées au laboratoire conservent intactes leurs particularités quantitatives.

Profitant de la proximité de Luc-sur-Mer, j'ai mené parallèlement deux études biométriques, l'une sur la population mise en élevage, l'autre sur des animaux récoltés dans la nature et immédiatement sacrifiés; la comparaison des résultats obtenus ne permet pas de relever la moindre différence significative.

Les conditions standard d'élevage ont été définies par BOCQUET : température ambiante comprise entre 16° et 20°, aport de feuilles d'orme et de filaments d'entéromorphes dans des bacs remplis d'eau de mer. A l'exception de certains

individus isolés dans de petits cristallisoirs de verre, chaque population a été mise en élevage massal dans quatre ou cinq grands bacs rectangulaires de plastique où peuvent cohabiter plus d'un millier d'animaux, un mélange étant effectué d'un bac à l'autre tous les mois, lors du renouvellement de l'eau.

Les mâles et prémâles prélevés dans des bacs d'élevage sont montés sur lame, dans un mélange d'alcool au tiers, en un premier temps, pour une première série de mesures relatives au corps, effectuée à l'aide d'un micromètre oculaire Zeiss; puis les péréiopodes sont disséqués sous la loupe binoculaire, montés entre lame et lamelle et mesurés de la même façon.

Le décompte des soies qui ornent les lobes sexuels des péréiopodes 6 et 7 a été effectué au microscope à contraste de phase : l'extrémité de chacune des soies en crochet apparaît alors comme un point relativement sombre, facilement repérable, ce qui diminue considérablement les risques d'erreur, non négligeables dès que le nombre de soies dépasse la dizaine.

Les mesures effectuées sont les suivantes (Fig. 6) :

— la taille, L, définie entre le bord antérieur visible de la tête et le bord postérieur du pléotelson;

— les largeurs, $l_{tête}$, l_1, l_2, l_3, l_4, l_5, l_6, l_7 et $l_{pléo}$ de la tête, des sept segments thoraciques et du pléotelson;

— les longueurs L_{P2}, L_{P6} et L_{P7} des carpopodites des péréiopodes 2, 6 et 7, prises entre le bord proximal de la partie chitinisée formant articulation interne avec le méropodite et l'extrémité distale externe au point d'insertion d'un groupe de soies;

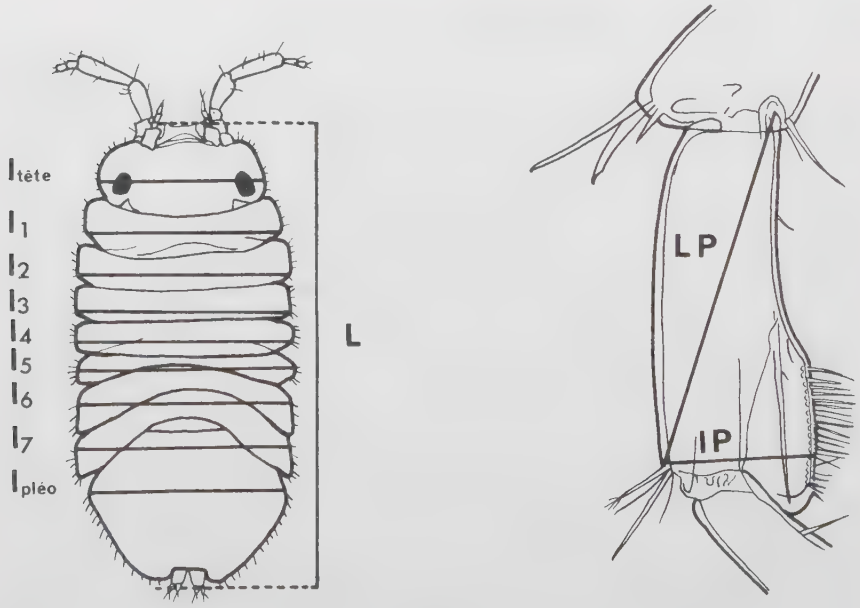

Figure 6
Mesures effectuées sur le corps et sur les péréiopodes.

— les largeurs l_{P_6} et l_{P_7} des carpopodites de P_6 et P_7, définies entre les deux extrémités d'un segment de droite, perpendiculaire au bord externe du carpopodite, à partir d'un point situé un peu au-dessus du groupe de soies distal externe.

L'erreur qui entache une mesure dépend essentiellement, dans le cas présent, de la lecture d'une graduation au micromètre oculaire, lecture qui, en fonction de l'ajustement du repère micrométrique au repère morphologique, peut être faite à 6 ou 7 unités de travail près. Afin d'éviter des erreurs supplémentaires dues à l'interprétation individuelle, l'ensemble des mesures et des décomptes a été effectué par le même opérateur.

Pour l'étude d'allométrie de croissance entreprise, il était nécessaire de mesurer un nombre sensiblement égal d'individus pour chacune des différentes classes définies en fonction de la taille, afin que le nuage de points figuratifs ait une densité homogène sur toute l'étendue de la distribution. J'ai donc été amené à faire le choix d'une variable servant, au moins initialement, de grandeur de référence; afin de permettre des comparaisons avec les travaux antérieurs, la variable ainsi choisie a été la longueur totale, L, déjà utilisée par Bocquet.

S'il n'a pas été nécessaire d'effectuer les mesures des deux côtés (droit et gauche) pour chaque paire de péréiopodes, cette opération s'est imposée pour le décompte des soies, le nombre retenu étant la valeur moyenne des deux dénombrements arrondie à l'unité supérieure.

B. — *Méthode d'étude de l'allométrie.*

La loi élémentaire de la croissance relative ou loi d'allométrie simple est désormais trop connue pour qu'il soit nécessaire d'en rappeler tout le fondement; mentionnons simplement qu'elle fut exprimée ,sous sa forme depuis longtemps classique : $y = b\,x^{\alpha}$, par Huxley et Teissier dès 1936.

Tous les chiffres expérimentaux ont été successivement convertis en unités de travail conformes à celles qu'avait utilisées C. Bocquet et transformés en logarithmes népériens (X, Y); ensuite, les couples de mesures ont été groupés par classes de 0,050 ,en un tableau de corrélation. Les corrélations étant toujours très élevées (r supérieur à 0,90), j'ai calculé les coefficients de l'axe majeur réduit ou droite de Teissier (1948), qui représente assez bien la distribution étudiée, c'est-à-dire α, constante actuelle d'équilibre ou coefficient de pente, et B, indice origine de la droite. Il est également indispensable de calculer les paramètres de dispersion : écarts-types σ_α et σ_B et les valeurs caractéristiques de la variance résiduelle.

Les coefficients correspondants, α' et B', de la droite de régression de Y en X, qui se calculent aisément à partir de α et B, sont toujours indiqués dans les tableaux de résultats, car ils sont à la base du procédé statistique employé pour la comparaison entre populations.

Ces calculs ont été effectués en grande partie grâce à la collaboration de M. Jacob, programmeur, à l'aide de l'ordinateur IBM du Centre de Calcul Statistique et d'Econométrie de la Faculté des Sciences de Caen.

La comparaison de ces coefficients de croissance relative permet d'apprécier les différences quantitatives entre les diverses populations étudiées. Il a été fait

appel pour cela à la méthode préconisée par Reeve (1940), méthode qui permet, par la comparaison des variances résiduelles et le calcul de F (Snedecor, 1946), d'établir la probabilité selon laquelle les différences de pente observées sont significatives ou non. Cependant, ce calcul ne permet pas de comparaisons globales, mais seulement des comparaisons deux par deux des populations étudiées.

Il existe de nombreuses méthodes de comparaisons multiples de moyennes (P. Dagnelie, 1965), mais, hélas, une comparaison analogue de plusieurs coefficients d'allométrie n'a pu être entreprise. Malgré de longues recherches, comme me l'ont confirmé G. Teissier et P. Jolicœur, éminents spécialistes de ces problèmes, les études théoriques nécessaires pour justifier ce calcul n'ont jamais été réalisées.

D'autre part, l'analyse statistique à plusieurs variables, dont les bases ont été établies par Hotelling (1933), permet de comparer deux ou plusieurs populations d'organismes à partir de plusieurs caractères mesurés (C. R. Rao, 1952; P. Jolicœur, 1959; R. Rouvier, 1966); cependant une telle analyse soulève, pour l'instant, des difficultés d'application imputables ici, d'une part au matériel étudié (animaux à croissance « illimitée »), d'autre part aux différences mêmes à tester (« vitesses » de croissance relative).

C. — *Autres techniques statistiques.*

La corrélation traduisant la croissance du nombre de soies en crochet en fonction de la taille L pour chaque population étant toujours assez peu élevée, il a été nécessaire d'en vérifier la linéarité au moyen du test classique indiqué par Fisher (1946). Pour la même raison, seules les droites de régression arithmétique de Y en X correspondantes ont été établies et leurs coefficients α' et B' calculés.

La variabilité du nombre de soies chez les mâles de taille moyenne s'exprimant selon une distribution assez proche de la normale, la comparaison des moyennes relatives à chaque population a été effectuée par le procédé d'analyse de la variance à un facteur contrôlé (A. Vassereau, 1960). Cette analyse, qui permet de tester l'homogénéité de l'ensemble des groupes, consiste à calculer deux estimations de la variance commune S^2 : l'une, S^2E, traduisant la variation dûe à l'échantillon, ou variance résiduelle, l'autre, S^2T, traduisant la variation du facteur à étudier, c'est-à-dire, dans le cas présent, la variabilité intra-spécifique de la sétosité, généralement appelée « carré moyen entre échantillons ». La comparaison de ces deux variances par le test F permet ensuite de préciser si le groupe de moyennes, considéré globalement, comporte des différences significatives.

Chapitre II

Le gradient d'allométrie du corps

A. — *Analyse des résultats.*

Pour l'ensemble des études biométriques effectuées, les résultats essentiels sont indiqués dans des tableaux et représentés à l'aide de graphiques, ce qui rend inutile un très long commentaire détaillé.

L'étude de la croissance relative du corps a porté, pour chaque population, sur un échantillon constitué de 150 à 250 individus, mâles (90 %) ou prémâles, dont la taille était comprise entre 1,2 mm et 3 mm. L'utilisation d'animaux de stades plus jeunes aurait introduit des points anguleux dans les courbes d'allométrie, peu propices à la comparaison de celles-ci.

Pour 14 populations choisies en fonction des premières observations morphologiques, géographiques et cytologiques effectuées, la courbe de croissance des largeurs de la tête, des sept segments thoraciques libres et du pléotelson a été établie en fonction de L, longueur totale du corps, qui sert ainsi d'organe de référence. Les valeurs caractéristiques de ces droites d'allométrie (α et B pour la droite de Teissier, α' et B′ pour la droite de régression) sont indiquées sur les tableaux I à XIV.

Il m'a paru inutile de donner graphiquement, pour chaque grandeur, la courbe représentative de sa croissance relative, que l'on peut construire aisément à partir des données contenues dans les tableaux. Les points représentatifs se répartissent très régulièrement en une distribution unique et bien linéaire, le nuage se réduisant à une bande très étroite. La comparaison des coefficients de corrélation *r*, tous très élevés, ne présentait donc, dans ces conditions, aucun intérêt.

Le report, sur un axe de coordonnées, des valeurs de α correspondant à chacune des largeurs du corps permet de construire un gradient de croissance, ou gradient d'allométrie, propre à chaque population (Fig. 7) ; on obtient ainsi, en joignant tous les points, une courbe dont la validité statistique dépend des écarts entre les valeurs

TABLEAU I
Population de Biarritz
Coefficients d'allométrie du corps et des péréiopodes

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	α'	B'
l tête (♂♂ + prémâles)	L	202	$0,85_1 \pm 0,01_3$	$0,66_6 \pm 0,03_6$	$0,83_0$	$0,61_0$
l_1 "	L	202	$0,96_3 \pm 0,01_5$	$0,80_2 \pm 0,04_1$	$0,93_9$	$0,73_6$
l_2 "	L	202	$1,01_9 \pm 0,01_6$	$0,83_5 \pm 0,04_2$	$0,99_5$	$0,77_0$
l_3 "	L	202	$1,02_1 \pm 0,01_7$	$0,86_0 \pm 0,04_5$	$0,99_3$	$0,78_5$
l_4 "	L	202	$1,03_4 \pm 0,01_8$	$0,89_5 \pm 0,04_8$	$1,00_3$	$0,81_2$
l_5 "	L	202	$1,04_3 \pm 0,01_7$	$-0,91_5 \pm 0,04_7$	$1,01_3$	$0,83_6$
l_6 "	L	202	$1,02_7 \pm 0,01_7$	$0,83_9 \pm 0,04_6$	$0,99_7$	$0,76_0$
l_7 "	L	202	$1,01_2 \pm 0,01_7$	$-0,78_6 \pm 0,04_5$	$0,98_4$	$0,71_1$
$l_{pléo}$ "	L	202	$0,88_5 \pm 0,01_6$	$-0,59_7 \pm 0,04_3$	$0,85_5$	$0,51_7$
L_{P_2} (♂♂ + prémâles)	L	202	$0,94_0 \pm 0,02$	$-0,97_3 \pm 0,05_3$	$0,89_7$	$0,85_7$
L_{P_6} "	L_{P_2}	202	$0,87_2 \pm 0,01_7$	$+0,36_1 \pm 0,02_6$	$0,84_0$	$+0,41_1$
L_{P_7} "	L_{P_2}	202	$1,03_0 \pm 0,01_8$	$+0,16_5 \pm 0,02_8$	$0,99_7$	$+0,21_6$
l_{P_6} "	L_{P_6}	202	$1,12_2 \pm 0,02_8$	$-0,81_8 \pm 0,04_7$	$1,05_2$	$0,79_9$
l_{P_7} "	L_{P_7}	202	$1,02_0 \pm 0,02_4$	$-0,70_6 \pm 0,04_2$	$0,96_4$	$0,60_7$

TABLEAU II
Population de Royan
Coefficients d'allométrie du corps et des péréiopodes

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	α'	B'
l tête (♂♂ + prémâles)	L	200	$0,87_6 \pm 0,01_4$	$0,79_8 \pm 0,03_8$	$0,85_3$	$0,73_7$
l_1 "	L	200	$1,02_9 \pm 0,01_6$	$0,99_4 \pm 0,04_3$	$1,00_3$	$0,92_6$
l_2 "	L	200	$1,10_2 \pm 0,01_7$	$1,10_0 \pm 0,04_6$	$1,07_5$	$1,02_7$
l_3 "	L	200	$1,12_5 \pm 0,01_8$	$1,11_8 \pm 0,04_8$	$1,09_6$	$1,04_2$
l_4 "	L	200	$1,14_7 \pm 0,01_9$	$1,17_2 \pm 0,04_9$	$1,11_7$	$1,09_1$
l_5 "	L	200	$1,13_7 \pm 0,01_8$	$1,17_7 \pm 0,04_7$	$1,11_0$	$1,10_3$
l_6 "	L	200	$1,09_0 \pm 0,01_7$	$1,02_2 \pm 0,04_5$	$1,06_3$	$0,95_2$
l_7 "	L	200	$1,09_8 \pm 0,01_7$	$1,01_9 \pm 0,04_6$	$1,07_1$	$0,94_8$
$l_{pléo}$ "	L	200	$1,03_5 \pm 0,01_6$	$0,98_6 \pm 0,04_4$	$1,00_9$	$0,91_7$
L_{P_2} (♂♂ + prémâles)	L	200	$0,98_0 \pm 0,02_0$	$1,02_4 \pm 0,05_3$	$0,93_8$	$0,91_5$
L_{P_6} "	L_{P_2}	200	$0,86_5 \pm 0,01_4$	$+0,38_7 \pm 0,02_1$	$0,84_4$	$+0,42_0$
L_{P_7} "	L_{P_2}	200	$0,99_4 \pm 0,01_7$	$+0,25_1 \pm 0,02_7$	$0,96_4$	$+0,29_8$
l_{P_6} "	L_{P_6}	200	$1,19_4 \pm 0,02_7$	$0,97_1 \pm 0,04_7$	$1,13_3$	$0,86_6$
l_{P_7} "	L_{P_7}	200	$1,10_5 \pm 0,02_2$	$0,84_5 \pm 0,04_0$	$1,06_0$	$0,76_3$

TABLEAU III
Population de Penvins
Coefficients d'allométrie du corps et des péréiopodes

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	α'	B'
l tête (♂♂ + prémâles)	L	152	$0,78_1 \pm 0,01_7$	$0,59_2 \pm 0,04_5$	$0,75_4$	$0,51_9$
l_1 "	L	152	$0,86_6 \pm 0,02_4$	$-0,67_4 \pm 0,06_3$	$0,81_7$	$-0,54_1$
l_2 "	L	152	$0,91_6 \pm 0,02_5$	$-0,71_9 \pm 0,06_6$	$0,86_5$	$0,58_2$
l_3 "	L	152	$0,94_2 \pm 0,02_6$	$-0,76_7 \pm 0,06_9$	$0,88_9$	$0,62_2$
l_4 "	L	152	$0,97_8 \pm 0,02_5$	$-0,86_1 \pm 0,06_9$	$0,92_7$	$0,72_4$
l_5 "	L	152	$0,95_7 \pm 0,02_5$	$0,80_9 \pm 0,06_6$	$0,90_8$	$0,67_8$
l_6 "	L	152	$0,91_5 \pm 0,02_4$	$0,66_9 \pm 0,06_4$	$0,86_7$	$-0,53_9$
l_7 "	L	152	$0,92_2 \pm 0,02_4$	$-0,67_6 \pm 0,06_4$	$0,87_5$	$0,54_7$
$l_{pléo}$ "	L	152	$0,88_2 \pm 0,02_4$	$0,69_2 \pm 0,06_6$	$0,83_0$	$0,55_1$
L_{P_2} (♂♂ + prémâles)	L	152	$0,84_4 \pm 0,02_5$	$-0,75_7 \pm 0,06_7$	$0,78_8$	$0,60_5$
L_{P_6} "	L_{P_2}	152	$0,87_8 \pm 0,02_2$	$+0,33_5 \pm 0,03_3$	$0,83_7$	$+0,39_8$
L_{P_7} "	L_{P_2}	152	$0,93_6 \pm 0,02_1$	$+0,28_1 \pm 0,03_2$	$0,90_1$	$+0,33_4$
l_{P_6} "	L_{P_6}	152	$1,28_2 \pm 0,04_3$	$1,08_7 \pm 0,07_3$	$1,16_6$	$0,89_3$
l_{P_7} "	L_{P_7}	152	$1,19_8 \pm 0,03_7$	$-1,04_4 \pm 0,06_3$	$1,10_8$	$0,89_0$

TABLEAU IV

Population de Concarneau

Coefficients d'allométrie du corps et des périopodes

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	α'	B'
l tête (♂♂ + prémâles)	L	200	$0,88_6 \pm 0,01_5$	$+ 0,86_4 \pm 0,04_1$	$0,85_9$	$- 0,79_1$
l_1 "	L	200	$1,00_3 \pm 0,01_6$	$- 0,96_0 \pm 0,04_3$	$0,97_6$	$- 0,88_9$
l_2 "	L	200	$1,04_8 \pm 0,01_7$	$- 0,97_4 \pm 0,04_5$	$1,02_0$	$0,90_1$
l_3 "	L	200	$1,07_1 \pm 0,01_8$	$- 1,00_4 \pm 0,04_9$	$1,03_9$	$- 0,92_0$
l_4 "	L	200	$1,06_8 \pm 0,02_3$	$- 0,97_3 \pm 0,06_2$	$1,01_6$	$- 0,83_7$
l_5 "	L	200	$1,05_8 \pm 0,01_8$	$- 0,95_5 \pm 0,04_8$	$1,02_7$	$- 0,87_4$
l_6 "	L	200	$1,02_9 \pm 0,01_8$	$- 0,90_7 \pm 0,04_7$	$0,99_8$	$- 0,82_4$
l_7 "	L	200	$1,01_3 \pm 0,01_7$	$- 0,80_2 \pm 0,04_5$	$0,98_4$	$- 0,72_6$
$l_{pléo}$ "	L	200	$0,96_7 \pm 0,01_8$	$- 0,77_8 \pm 0,04_7$	$0,93_4$	$- 0,69_1$
L_{P_2} (♂♂ + prémâles)	L	200	$0,96_6 \pm 0,02_0$	$- 1,03_4 \pm 0,05_4$	$0,92_2$	$0,91_8$
L_{P_6} "	L_{P_2}	200	$0,90_3 \pm 0,01_5$	$+ 0,34_8 \pm 0,02_2$	$0,87_4$	$+ 0,38_5$
L_{P_7} "	L_{P_2}	200	$0,98_7 \pm 0,01_6$	$+ 0,29_5 \pm 0,02_4$	$0,96_2$	$+ 0,33_2$
l_{P_6} "	L_{P_6}	200	$1,06_0 \pm 0,03_6$	$- 0,75_5 \pm 0,04_5$	$0,99_4$	$0,64_2$
l_{P_7} "	L_{P_7}	200	$1,03_0 \pm 0,02_3$	$- 0,77_9 \pm 0,04_2$	$0,97_7$	$0,68_4$

TABLEAU V

Population de la grève Saint-Michel

Coefficients d'allométrie du corps et des périopodes

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	α'	B'
l tête (♂♂ + prémâles)	L	151	$0,74_9 \pm 0,01_5$	$0,45_6 \pm 0,03_9$	$0,72_7$	$0,39_7$
l_1 "	L	151	$0,87_3 \pm 0,01_8$	$0,58_2 \pm 0,04_7$	$0,84_5$	$0,50_4$
l_2 "	L	151	$0,88_9 \pm 0,02_1$	$0,57_4 \pm 0,05_5$	$0,85_1$	$0,47_4$
l_3 "	L	151	$0,88_3 \pm 0,02_1$	$0,53_1 \pm 0,05_5$	$0,84_6$	$0,43_2$
l_4 "	L	151	$0,92_2 \pm 0,02_0$	$0,62_3 \pm 0,05_4$	$0,88_7$	$0,53_3$
l_5 "	L	151	$0,90_2 \pm 0,01_9$	$0,57_2 \pm 0,05_0$	$0,87_1$	$0,49_2$
l_6 "	L	151	$0,88_4 \pm 0,01_8$	$0,55_3 \pm 0,04_8$	$0,85_5$	$0,47_9$
l_7 "	L	151	$0,89_2 \pm 0,01_8$	$0,51_7 \pm 0,04_8$	$0,86_3$	$0,44_2$
$l_{pléo}$ "	L	151	$0,80_2 \pm 0,02_0$	$0,32_9 \pm 0,05_1$	$0,76_6$	$0,23_4$
L_{P_2} (♂♂ + prémâles)	L	151	$0,86_1 \pm 0,02_3$	$0,76_8 \pm 0,06_0$	$0,81_5$	$0,64_8$
L_{P_6} "	L_{P_2}	151	$0,78_8 \pm 0,01_8$	$+ 0,49_2 \pm 0,02_6$	$0,75_8$	$+ 0,53_7$
L_{P_7} "	L_{P_2}	151	$0,82_8 \pm 0,02_0$	$+ 0,46_3 \pm 0,03_0$	$0,78_1$	$+ 0,51_8$
l_{P_6} "	L_{P_6}	151	$1,25_3 \pm 0,04_0$	$- 1,06_2 \pm 0,06_7$	$1,15_2$	$0,89_3$
l_{P_7} "	L_{P_7}	151	$1,24_6 \pm 0,04_2$	$- 1,09_4 \pm 0,07_2$	$1,13_3$	$0,90_2$

TABLEAU VI

Population de Roscoff (Les Hôtels)

Coefficients d'allométrie du corps et des périopodes (données de C. BOCQUET)

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	α'	B'
l tête (♂♂ + prémâles)	L	200	$0,86_3 \pm 0,01_1$	$- 0,69_9 \pm 0,02_7$	$0,84_9$	$0,66_4$
l_1 "	L	200	$1,00_8 \pm 0,01_3$	$- 0,91_9 \pm 0,03_1$	$0,99_2$	$0,88_0$
l_2 "	L	200	$1,09_0 \pm 0,01_3$	$- 1,04_1 \pm 0,03_2$	$1,07_4$	$1,00_3$
l_3 "	L	200	$1,13_2 \pm 0,01_5$	$- 1,13_0 \pm 0,03_6$	$1,11_3$	$1,08_4$
l_4 "	L	200	$1,19_7 \pm 0,01_6$	$- 1,28_5 \pm 0,03_8$	$1,17_6$	$1,23_5$
l_5 "	L	200	$1,17_3 \pm 0,01_5$	$- 1,22_2 \pm 0,03_6$	$1,15_3$	$1,17_6$
l_6 (♂♂)	L	140	$1,10_4 \pm 0,02_4$	$1,03_1 \pm 0,06_0$	$1,06_8$	$0,93_9$
l_7 "	L	140	$1,07_8 \pm 0,02_3$	$0,95_9 \pm 0,05_8$	$1,04_3$	$0,87_1$
$l_{pléo}$ "	L	140	$1,02_2 \pm 0,02_3$	$0,90_3 \pm 0,04_5$	$0,98_6$	$0,81_3$
L_{P_2} (♂♂ + prémâles)	L	200	$0,98_0 \pm 0,01_8$	$1,01_6 \pm 0,04_2$	$0,94_8$	$0,93_8$
L_{P_6} "	L_{P_2}	201	$0,92_1 \pm 0,01_4$	$+ 0,31_8 \pm 0,01_9$	$0,90_5$	$+ 0,33_9$
L_{P_7} (♂♂)	L_{P_2}	141	$0,99_7 \pm 0,01_8$	$+ 0,21_1 \pm 0,02_6$	$0,97_4$	$+ 0,24_5$
l_{P_6} "	L_{P_6}	140	$1,11_7 \pm 0,05_1$	$- 0,90_8 \pm 0,08_5$	$0,94_3$	$0,62_1$
l_{P_7} "	L_{P_7}	141	$1,06_7 \pm 0,03_4$	$- 0,81_0 \pm 0,05_6$	$0,99_0$	$0,68_3$

TABLEAU VII

Population d'Erquy

Coefficients d'allométrie du corps et des péréiopodes

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	α'	B'
l tête (♂♂ + prémâles)	L	150	$0,90_9 \pm 0,01_9$	$-0,88_4 \pm 0,04_9$	$0,87_0$	$0,80_9$
l_1 "	L	150	$1,00_8 \pm 0,02_2$	$-0,99_0 \pm 0,05_8$	$0,97_1$	$0,89_3$
l_2 "	L	150	$1,07_2 \pm 0,02_5$	$-1,06_5 \pm 0,06_5$	$1,02_9$	$0,95_2$
l_3 "	L	150	$1,08_2 \pm 0,02_3$	$-1,07_0 \pm 0,06_0$	$1,04_6$	$0,97_5$
l_4 "	L	150	$1,11_6 \pm 0,02_5$	$1,15_8 \pm 0,06_5$	$1,07_4$	$1,04_8$
l_5 "	L	150	$1,12_6 \pm 0,02_6$	$-1,18_1 \pm 0,06_8$	$1,08_0$	$1,06_1$
l_6 "	L	150	$1,10_9 \pm 0,02_8$	$-1,10_7 \pm 0,07_2$	$1,05_8$	$0,97_2$
l_7 "	L	150	$1,10_8 \pm 0,02_6$	$-1,09_1 \pm 0,06_7$	$1,06_3$	$0,97_4$
$l_{pléo}$ "	L	150	$1,08_5 \pm 0,02_4$	$-1,16_1 \pm 0,06_2$	$1,04_5$	$1,05_7$
L_{P_2} (♂♂ + prémâles)	L	150	$0,94_1 \pm 0,02_5$	$0,99_6 \pm 0,06_6$	$0,88_8$	$0,85_9$
L_{P_6} "	L_{P_2}	150	$0,81_8 \pm 0,01_8$	$+0,44_0 \pm 0,02_6$	$0,78_7$	$+0,48_4$
L_{P_7} "	L_{P_2}	150	$0,90_7 \pm 0,02_2$	$+0,38_5 + 0,03_2$	$0,86_6$	$+0,44_5$
l_{P_6} "	L_{P_6}	150	$1,42_3 \pm 0,05_0$	$1,34_3 \pm 0,08_1$	$1,28_6$	$1,12_0$
l_{P_7} "	L_{P_7}	150	$1,43_3 \pm 0,04_5$	$1,42_4 + 0,07_7$	$1,32_4$	$1,23_8$

TABLEAU VIII

Population de Luc-sur-Mer

Coefficients d'allométrie du corps et des péréiopodes

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B + \sigma_B$	α'	B'
l tête (♂♂ + prémâles)	L	207	$0,86_2 + 0,01_2$	$0,75_4 \pm 0,03_3$	$0,84_3$	$0,70_5$
l_1 "	L	207	$0,99_3 \pm 0,01_5$	$0,94_4 \pm 0,03_8$	$0,97_0$	$0,88_3$
l_2 "	L	207	$1,03_6 \pm 0,01_6$	$0,99_9 \pm 0,04_3$	$1,00_9$	$0,92_8$
l_3 "	L	207	$1,06_8 \pm 0,01_7$	$-1,04_1 \pm 0,04_5$	$1,03_9$	$0,96_5$
l_4 "	L	207	$1,09_2 + 0,01_8$	$1,10_3 \pm 0,04_6$	$1,06_2$	$1,02_4$
l_5 "	L	207	$1,10_2 \pm 0,01$	$1,13_1 + 0,04_7$	$1,07_1$	$1,05_0$
l_6 "	L	207	$1,05_6 \pm 0,01_8$	$-1,06_1 \pm 0,04_6$	$1,04_6$	$0,98_2$
l_7 "	L	207	$1,06_6 \pm 0,01_7$	$-1,02_9 \pm 0,04_4$	$1,03_9$	$0,95_8$
$l_{pléo}$ "	L	207	$1,04_7 \pm 0,01_8$	$1,07_7 \pm 0,04_7$	$1,01_5$	$-0,99_3$
L_{P_2} (♂♂ + prémâles)	L	207	$0,98_2 \pm 0,01_9$	$1,06_1 + 0,05_0$	$0,94_3$	$0,95_9$
L_{P_6} "	L_{P_2}	207	$0,89_8 \pm 0,01_6$	$+0,39_8 + 0,02_3$	$0,87_0$	$+0,44_0$
L_{P_7} "	L_{P_2}	207	$0,92_8 \pm 0,01_6$	$+0,37_0 \pm 0,02_4$	$0,89_9$	$+0,41_4$
l_{P_6} (mâles)	L_{P_6}	197	$1,24_6 \pm 0,04_2$	$1,23_8 \pm 0,07_3$	$1,10_0$	$0,98_4$
l_{P_7} "	L_{P_7}	197	$1,20_8 \pm 0,04_5$	$1,21_9 \pm 0,07_9$	$1,03_4$	$0,91_3$

TABLEAU IX

Population de Den Helder

Coefficients d'allométrie du corps et des péréiopodes

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B + \sigma_B$	α'	B'
l tête (♂♂ + prémâles)	L	152	$0,84_4 \pm 0,01_8$	$-0,69_0 \pm 0,04_8$	$0,81_5$	$-0,61_1$
l_1 "	L	152	$0,97_5 \pm 0,02_2$	$-0,87_9 \pm 0,06_0$	$0,93_5$	$-0,77_4$
l_2 "	L	152	$1,04_3 \pm 0,02_4$	$-1,01_0 \pm 0,06_3$	$1,00_1$	$-0,89_8$
l_3 "	L	152	$1,06_3 \pm 0,02_4$	$-1,03_4 \pm 0,06_8$	$1,02_2$	$0,92_0$
l_4 "	L	152	$1,12_3 \pm 0,02_6$	$-1,19_8 \pm 0,07_0$	$1,07_9$	$-1,08_0$
l_5 "	L	152	$1,11_6 \pm 0,02_6$	$-1,17_0 \pm 0,06_6$	$1,06_8$	$1,04_5$
l_6 "	L	152	$1,08_1 \pm 0,02_5$	$-1,02_9 \pm 0,06_3$	$1,03_8$	$-0,91_4$
l_7 "	L	152	$1,09_9 \pm 0,02_4$	$-1,06_4 \pm 0,06_4$	$1,06_0$	$0,96_1$
$l_{pléo}$ "	L	152	$1,00_7 \pm 0,02_4$	$-0,93_7 \pm 0,07_2$	$0,96_2$	$-0,81_9$
L_{P_2} (♂♂ + prémâles)	L	152	$0,95_8 \pm 0,02_7$	$0,95_4 \pm 0,07_2$	$0,39_9$	$0,79_6$
L_{P_6} "	L_{P_2}	152	$0,84_6 \pm 0,01_9$	$+0,41_8 \pm 0,03_1$	$0,81_3$	$+0,47_0$
L_{P_7} "	L_{P_2}	152	$0,93_2 \pm 0,02_0$	$+0,30_8 \pm 0,03_1$	$0,90_1$	$+0,35_8$
l_{P_6} "	L_{P_6}	152	$1,28_7 \pm 0,03_9$	$1,23_1 \pm 0,06_9$	$1,19_4$	$1,06_7$
l_{P_7} "	L_{P_7}	152	$1,32_7 \pm 0,03_4$	$1,19_5 \pm 0,06_2$	$1,16_3$	$1,06_1$

TABLEAU X

Population de Wilhelmshaven

Coefficients d'allométrie du corps et des péréiopodes

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	α'	B'
l tête (♂♂ + prémâles)	L	147	$0,86_3 \pm 0,01_9$	$0,74_4 \pm 0,05_2$	$0,83_1$	$-0,65_9$
l_1 "	L	147	$0,94_7 \pm 0,02_3$	$0,86_3 \pm 0,06_2$	$0,90_5$	$-0,75_1$
l_2 "	L	147	$1,00_8 \pm 0,02_7$	$0,92_2 \pm 0,07_4$	$0,95_4$	$-0,77_6$
l_3 "	L	147	$1,03_5 \pm 0,02_6$	$0,97_8 \pm 0,07_1$	$0,98_5$	$-0,84_3$
l_4 "	L	147	$1,07_9 \pm 0,02_9$	$1,11_1 \pm 0,07_8$	$1,02_2$	$-0,95_7$
l_5 "	L	147	$1,06_9 \pm 0,03_0$	$1,07_7 \pm 0,08_1$	$1,00_6$	$-0,90_7$
l_6 "	L	147	$1,06_9 \pm 0,02_8$	$1,03_0 \pm 0,07_7$	$1,01_3$	$-0,87_9$
l_7 "	L	147	$1,07_8 \pm 0,02_8$	$1,04_6 \pm 0,07_4$	$1,02_6$	$-0,90_6$
$l_{pléo}$ "	L	147	$1,03_1 \pm 0,02$	$0,98_9 \pm 0,06_8$	$0,98_5$	$-0,86_6$
L_{P_2} (♂♂ + prémales)	L	147	$0,88_8 \pm 0,02_8$	$0,85_4 \pm 0,07_6$	$0,82_0$	$0,67_2$
L_{P_6} "	L_{P_2}	147	$0,90_9 \pm 0,02_2$	$+0,33_9 \pm 0,03_4$	$0,87_0$	$+0,40_0$
L_{P_7} "	L_{P_2}	147	$1,09_4 \pm 0,02_9$	$+0,20_8 \pm 0,04_4$	$1,03_8$	$+0,29_4$
l_{P_6} "	L_{P_6}	147	$1,32_7 \pm 0,04_2$	$-1,33_4 \pm 0,07_3$	$1,22_7$	$1,16_0$
l_{P_7} "	L_{P_7}	147	$1,13_2 \pm 0,029_9$	$-1,14_6 \pm 0,05_4$	$1,07_8$	$1,04_5$

TABLEAU XI

Population de Kiel

Coefficients d'allométrie du corps et des péréiopodes (données de C. BOCQUET)

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	α'	B'
l tête (♂♂ + prémâles)	L	199	$0,91_1 \pm 0,01_3$	$0,78_9 \pm 0,03_1$	$0,89_4$	$0,74_6$
l_1 "	L	199	$1,06_1 \pm 0,01_4$	$-1,03_2 \pm 0,03_4$	$1,04_4$	$0,98_8$
l_2 "	L	199	$1,13_3 \pm 0,01_4$	$-1,15_4 \pm 0,03_8$	$1,11_5$	$1,10_4$
l_3 "	L	199	$1,16_7 \pm 0,01_5$	$-1,21_9 \pm 0,03_8$	$1,14_8$	$1,17_1$
l_4 "	L	199	$1,22_0 \pm 0,01_5$	$1,35_9 \pm 0,03_8$	$1,20_1$	$1,31_2$
l_5 "	L	199	$1,18_8 \pm 0,01_5$	$1,27_6 \pm 0,03_8$	$1,16_9$	$1,22_7$
l_6 (♂♂)	L	123	$1,15_5 \pm 0,02_4$	$-1,16_0 \pm 0,06_4$	$1,12_4$	$1,07_7$
l_7 "	L	123	$1,12_1 \pm 0,02_6$	$-1,07_0 \pm 0,06_8$	$1,08_4$	$-0,97_3$
$l_{pléo}$ "	L	123	$1,04_0 \pm 0,02_3$	$-0,93_4 \pm 0,06_1$	$1,00_9$	$-0,85_2$
L_{P_2} (♂♂ + prémâles)	L	198	$1,01_6 \pm 0,01_6$	$-1,07_9 \pm 0,04_1$	$0,99_0$	$1,01_3$
L_{P_6} "	L_{P_2}	198	$0,91_5 \pm 0,01_0$	$+0,36_1 \pm 0,01_5$	$0,90_3$	$+0,37_9$
L_{P_7} (♂♂)	L_{P_2}	122	$0,95_7 \pm 0,01_8$	$+0,31_9 \pm 0,02_9$	$0,93_6$	$+0,35_2$
l_{P_6} "	L_{P_6}	123	$0,98_2 \pm 0,03_1$	$-0,77_5 \pm 0,05_6$	$0,92_2$	$-0,66_5$
l_{P_7} "	L_{P_7}	123	$0,95_5 \pm 0,03_1$	$-0,77_5 \pm 0,05_7$	$0,89_3$	$-0,66_1$

TABLEAU XII

Population d'Askö

Coefficients d'allométrie du corps et des péréiopodes

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	α'	B'
l tête (♂♂ + prémâles)	L	152	$0,84_3 \pm 0,02_0$	$-0,68_4 \pm 0,05_3$	$0,80_7$	$-0,58_7$
l_1 "	L	152	$0,95_3 \pm 0,02_0$	$-0,81_4 \pm 0,05_2$	$0,92_2$	$-0,73_1$
l_2 "	L	152	$1,03_9 \pm 0,02_3$	$-0,98_8 \pm 0,06_0$	$1,00_1$	$0,88_8$
l_3 "	L	152	$1,08_3 \pm 0,02_6$	$-1,06_0 \pm 0,06_6$	$1,04_0$	$0,94_6$
l_4 "	L	152	$1,14_2 \pm 0,02_7$	$-1,27_1 \pm 0,07_1$	$1,09_5$	$1,14_5$
l_5 "	L	152	$1,10_7 \pm 0,02_6$	$-1,18_2 \pm 0,06_9$	$1,06_1$	$-1,05_8$
l_6 "	L	152	$1,03_3 \pm 0,02_3$	$-0,96_7 \pm 0,06_3$	$0,99_2$	$-0,85_9$
l_7 "	L	152	$1,01_5 \pm 0,02_3$	$-0,86_4 \pm 0,06_2$	$0,97_5$	$0,75_7$
$l_{pléo}$ "	L	152	$0,95_7 \pm 0,02_4$	$-0,80_0 \pm 0,06_4$	$0,91_1$	$-0,67_7$
L_{P_2} (♂♂ + prémâles)	L	152	$0,86_0 \pm 0,02_5$	$-0,79_7 \pm 0,06_6$	$0,80_4$	$0,65_0$
L_{P_6} "	L_{P_2}	152	$0,86_5 \pm 0,01_9$	$+0,43_9 \pm 0,02_9$	$0,83_1$	$+0,48_8$
L_{P_7} "	L_{P_2}	152	$0,93_6 \pm 0,02_1$	$+0,37_4 \pm 0,03_1$	$0,90_1$	$+0,42_7$
l_{P_6} "	L_{P_6}	152	$1,33_8 \pm 0,04_7$	$-1,39_5 \pm 0,08_1$	$1,21_0$	$-1,17_4$
l_{P_7} "	L_{P_7}	152	$1,18_5 \pm 0,03_8$	$-1,08_1 \pm 0,04_7$	$1,08_9$	$-0,96_4$

TABLEAU XIII

Population d'Oslo

Coefficients d'allométrie du corps et des périopodes

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	α'	B'
l tête (♂♂ + prémâles)	L	130	$0{,}83_8 \pm 0{,}01_7$	$-0{,}69_3 \pm 0{,}04_4$	$0{,}81_6$	$0{,}63_6$
l_1 "	L	130	$1{,}01_6 \pm 0{,}02_1$	$-0{,}97_0 \pm 0{,}05_7$	$0{,}98_7$	$0{,}89_1$
l_2 "	L	130	$1{,}09_4 \pm 0{,}02_3$	$-1{,}13_5 \pm 0{,}06_2$	$1{,}06_1$	$1{,}04_8$
l_3 "	L	130	$1{,}12_6 \pm 0{,}02_5$	$-1{,}19_5 \pm 0{,}06_5$	$1{,}09_1$	$1{,}10_2$
l_4 "	L	130	$1{,}15_3 \pm 0{,}02_5$	$-1{,}26_7 \pm 0{,}06_8$	$1{,}11_7$	$1{,}17_0$
l_5 "	L	130	$1{,}12_5 \pm 0{,}02_5$	$-1{,}19_9 \pm 0{,}06_6$	$1{,}08_9$	$1{,}10_4$
l_6 "	L	130	$1{,}10_3 \pm 0{,}02_5$	$-1{,}09_5 \pm 0{,}06_8$	$1{,}06_4$	$0{,}99_3$
l_7 "	L	130	$1{,}12_2 \pm 0{,}02_6$	$-1{,}13_9 \pm 0{,}07_0$	$1{,}08_2$	$1{,}03_3$
$l_{pléo}$ "	L	130	$1{,}05_7 \pm 0{,}02_5$	$-1{,}03_1 \pm 0{,}06_7$	$1{,}01_8$	$0{,}92_7$
L_{P_2} (♂♂ + prémâles)	L	130	$1{,}03_9 \pm 0{,}03_2$	$-1{,}26_9 \pm 0{,}08_5$	$0{,}97_4$	$1{,}09_8$
L_{P_6} "	L_{P_2}	130	$0{,}84_9 \pm 0{,}01_8$	$+0{,}40_4 \pm 0{,}02_6$	$0{,}82_5$	$+0{,}43_6$
L_{P_7} "	L_{P_2}	130	$0{,}96_3 \pm 0{,}02_3$	$+0{,}34_4 \pm 0{,}33_8$	$0{,}92_8$	$+0{,}39_6$
l_{P_6} "	L_{P_6}	130	$1{,}47_0 \pm 0{,}04_4$	$-1{,}53_3 \pm 0{,}07_3$	$1{,}38_5$	$1{,}39_1$
l_{P_7} "	L_{P_7}	130	$1{,}36_0 \pm 0{,}03_9$	$-1{,}49_1 \pm 0{,}06_9$	$1{,}28_8$	$1{,}36_3$

TABLEAU XIV

Population de Newport

Coefficients d'allométrie du corps et des périopodes

Y	X	N	$\alpha \pm \sigma_\alpha$	$B \pm \sigma_B$	α'	B'
l tête (♂♂ + prémâles)	L	218	$0{,}86_3 \pm 0{,}01_2$	$-0{,}70_1 \pm 0{,}03_2$	$0{,}84_5$	$0{,}65_2$
l_1 "	L	218	$0{,}95_5 \pm 0{,}01_3$	$-0{,}82_1 \pm 0{,}03_4$	$0{,}93_6$	$0{,}77_0$
l_2 "	L	218	$1{,}00_2 \pm 0{,}01_4$	$-0{,}88_3 \pm 0{,}03_8$	$0{,}98_0$	$-0{,}82_5$
l_3 "	L	218	$1{,}02_1 \pm 0{,}01_5$	$-0{,}89_6 \pm 0{,}04_0$	$0{,}99_8$	$-0{,}83_2$
l_4 "	L	218	$1{,}05_2 \pm 0{,}01_5$	$-0{,}97_5 \pm 0{,}04_1$	$1{,}02_8$	$0{,}91_0$
l_5 "	L	218	$1{,}04_5 \pm 0{,}01_5$	$-0{,}96_5 \pm 0{,}04_1$	$1{,}02_0$	$0{,}89_8$
l_6 "	L	218	$1{,}02_2 \pm 0{,}01_4$	$-0{,}90_9 \pm 0{,}03_7$	$1{,}00_1$	$0{,}85_3$
l_7 "	L	218	$1{,}00_6 \pm 0{,}01_4$	$-0{,}81_8 \pm 0{,}03_7$	$0{,}98_5$	$0{,}76_3$
l_{pleo} "	L	218	$0{,}95_4 \pm 0{,}01_4$	$-0{,}75_2 \pm 0{,}03_9$	$0{,}93_0$	$0{,}68_8$
L_{P_2} (♂♂ + prémâles	L	218	$0{,}93_2 \pm 0{,}01_6$	$-0{,}98_1 \pm 0{,}04_4$	$0{,}90_1$	$-0{,}89_7$
L_{P_6} "	L_{P_2}	218	$0{,}91_6 \pm 0{,}01_3$	$+0{,}36_5 \pm 0{,}02_0$	$0{,}89_6$	$+0{,}39_6$
L_{P_7} "	L_{P_2}	218	$0{,}98_8 \pm 0{,}01_7$	$+0{,}33_0 \pm 0{,}02_6$	$0{,}95_7$	$+0{,}37_8$
l_{P_6} "	L_{P_6}	218	$1{,}12_9 \pm 0{,}02_6$	$-0{,}98_9 \pm 0{,}04_6$	$1{,}06_2$	$0{,}87_2$
l_{P_7} "	L_{P_7}	218	$1{,}10_2 \pm 0{,}02_4$	$-1{,}02_7 \pm 0{,}04_3$	$1{,}04_5$	$-0{,}92_4$

successives de α; celles-ci ne différant pas, en général, de façon significative, il est donc nécessaire de comparer les coefficients d'allométrie de segments non adjacents, afin d'éliminer les angles mineurs du gradient.

De l'observation de la figure 7, représentant l'ensemble des 14 gradients, il ressort immédiatement que les courbes correspondant aux diverses populations ont un aspect général à peu près semblable :

— la croissance de la tête est toujours nettement minorante, α étant le plus souvent inférieur à 0,9;

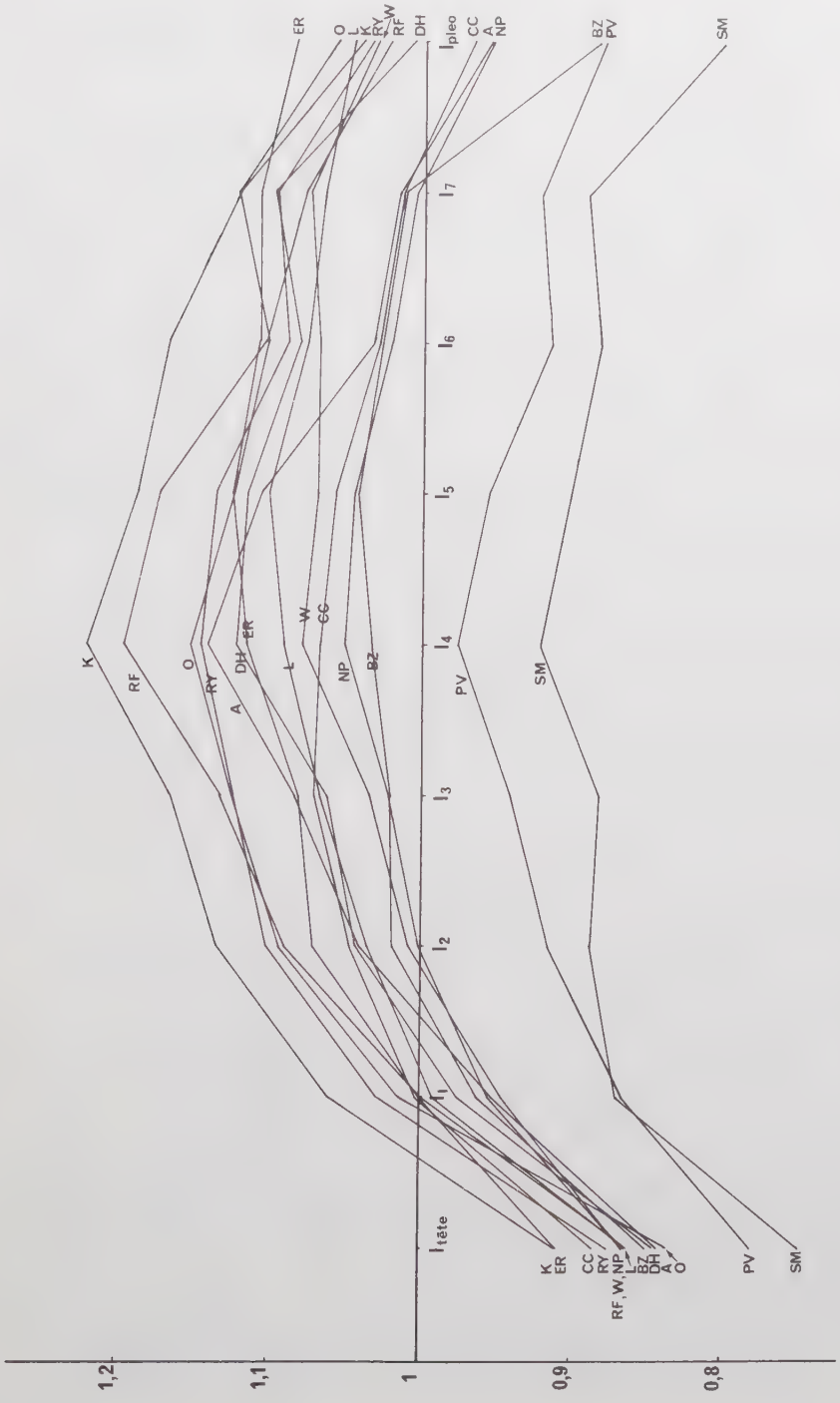

FIGURE 7

Gradients d'allométrie du corps pour les différentes populations étudiées.

— la croissance du premier segment, l_1, est approximativement isométrique, les écarts entre les α de l_{tete} et l_1 étant significatifs pour toutes les populations;

— les valeurs suivantes croissent assez régulièrement jusqu'à une valeur maximale pour l_4, ou à défaut, l_5; cette partie du corps peut donc être considérée comme le centre de croissance thoracique tel que l'a défini TEISSIER (1933 a), et mis en évidence CUZIN-ROUDY (1965) chez *Notonecta maculata*;

— à partir de l_5, les valeurs de α diminuent jusqu'au pléotelson, ce dernier ayant une croissance toujours supérieure à la tête; de plus, les valeurs correspondant à l_6 et l_7 sont très proches l'une de l'autre.

Sur cette même figure, on note également que les gradients des deux populations, Penvins (PV) et Saint-Michel (SM) se distinguent nettement des autres, leurs allométries étant constamment minorantes de la tête au pléotelson.

Le parallélisme des gradients est évidemment très loin d'être rigoureux, mais la plupart des intersections observées ne sont pas significatives; il est donc possible d'établir un étagement approximatif des gradients du corps des différentes populations, suivant un ordre croissant des valeurs de α, presque identique pour toutes les largeurs du corps (Tableau A).

TABLEAU A

Etagement des gradients du corps des différentes populations suivant un ordre croissant des valeurs de α.

SM	Grève St-Michel	ER	Erquy
PV	Penvins	DH	Den Helder
BZ	Biarritz	A	Askö
NP	Newport	RY	Royan
W	Wilhelmshaven	O	Oslo
CC	Concarneau	RF	Roscoff
L	Luc-sur-Mer	K	Kiel

Cet ordre est absolument indépendant de tout facteur de variation, géographique, écologique, chromosomique ou morphologique de ces populations; les populations de types *albifrons, syei* ou intermédiaire y sont intimement mêlées. Il est même assez surprenant que les deux populations-types étudiées et différenciées par BOCQUET, K et RF, se situent côte à côte à l'extrémité supérieure de cet étagement.

La comparaison rigoureuse de ces différents gradients ne peut être mathématiquement réalisée, mais la méthode de REEVE, déjà évoquée, a permis d'établir, pour chaque largeur, des comparaisons entre les coefficients d'allométrie homologues des différentes populations prises deux par deux; les résultats qui semblent les plus utiles, parmi la multitude des comparaisons ainsi réalisables, sont indiqués dans les tableaux XV à XXVI. Une série de faits essentiels apparaît ainsi avec plus de précision que ne le permettait l'examen du graphique.

Il existe de façon indiscutable des différences hautement significatives qui interdisent de considérer l'ensemble des populations étudiées comme un tout homogène; BZ et RY, RY et PV, PV et CC, pourtant extrêmement proches sur d'autres points, diffèrent très nettement pour la croissance de toutes les largeurs du corps (tableaux XV, XVII et XVIII). Au contraire, des populations comme BZ et DH, PV et SM, ER et O, BZ et A, ne présentent que peu de différences significatives.

Cependant les résultats ne sont pas toujours aussi tranchés, certaines populations ne différant que pour certains segments : ainsi CC et ER, L et NP ont des croissances relatives très voisines, sauf pour la partie tout à fait postérieure du corps, le résultat étant pratiquement opposé entre L et K. Cette hétérogénéité correspond en partie aux quelques intersections observées entre les gradients.

Pour essayer de clarifier et de synthétiser l'ensemble de ces comparaisons, j'ai établi un diagramme à double entrée résumant les comparaisons sous une forme globale approximative, les divergences ou similitudes n'intéressant qu'un ou deux segments ayant été négligées (Fig. 8). Il est ainsi possible de représenter une « zone limite » séparant, pour chaque population, celles dont elle diffère et celles avec lesquelles elle peut être regroupée : ainsi K diffère de toutes les autres populations à l'exception de RF; de même, PV ne peut être regroupée qu'avec SM. Dans la zone médiane de cet étagement approché, DH présente un gradient de croissance du corps assez proche de ceux de A, RY, O d'une part, de L, CC, W, NP et BZ d'autre part.

De façon très schématique, on peut en conclure une sorte d'isolement des populations extrêmes, K et RF d'une part, PV et SM d'autre part, tandis qu'aucun hiatus n'existe parmi les gradients « moyens ».

TABLEAU XV

Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les populations de Biarritz et de Royan

Grandeurs comparees	P	Différence de pente
$l_{tête}$ /L	< 0,001	hautement significative
l_1 /L	< 0,01	significative
l_2 /L	< 0,001	hautement significative
l_3 /L	< 0,001	hautement significative
l_4 /L	< 0,001	hautement significative
l_5 /L	< 0,001	hautement significative
l_6 /L	< 0,01	significative
l_7 /L	< 0,001	hautement significative
$l_{pléo}$ /L	< 0,001	hautement significative
L_{P_2} /L	> 0,05	non significative
L_{P_6} /L_{P_2}	> 0,05	non significative
L_{P_7} /L_{P_2}	> 0,05	non significative
l_{P_6} /L_{P_6}	< 0,05	probable
l_{P_7} /L_{P_7}	< 0,01	significative

TABLEAU XVI

Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les populations de Biarritz et de Den Helder

Grandeurs comparées	P	Différence de pente
$l_{tête}$ /L	> 0,05	non significative
l_1 /L	> 0,05	non significative
l_2 /L	> 0,05	non significative
l_3 /L	> 0,05	non significative
l_4 /L	< 0,05	probable
l_5 /L	> 0,05	non significative
l_6 /L	> 0,05	non significative
l_7 /L	< 0,01	significative
$l_{pléo}$ /L	< 0,001	hautement significative
L_{P_2} /L	> 0,05	non significative
L_{P_6} L_{P_2}	> 0,05	non significative
L_{P_7} /L_{P_2}	< 0,001	hautement significative
l_{P_6} /L_{P_6}	< 0,01	significative
l_{P_7} /L_{P_7}	< 0,001	hautement significative

TABLEAU XVII

Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les populations de Royan et de Penvins

Grandeurs comparées	P	Différence de pente
$l_{tête}$ /L	< 0,001	hautement significative
l_1 /L	< 0,001	hautement significative
l_2 /L	< 0,001	hautement significative
l_3 /L	< 0,001	hautement significative
l_4 /L	< 0,001	hautement significative
l_5 /L	< 0,001	hautement significative
l_6 /L	< 0,001	hautement significative
l_7 /L	< 0,001	hautement significative
$l_{pléo}$ /L	< 0,001	hautement significative
l_{P_2} /L	< 0,001	hautement significative
L_{P_6} /L_{P_2}	> 0,05	non significative
L_{P_7} /L_{P_2}	< 0,05	probable
l_{P_6} /L_{P_6}	> 0,05	non significative
l_{P_7} /L_{P_7}	> 0,05	non significative

TABLEAU XVIII

Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les populations de Penvins et de Concarneau

Grandeurs comparées	P	Différence de pente
$l_{tête}$ /L	< 0,001	hautement significative
l_1 /L	< 0,001	hautement significative
l_2 /L	< 0,001	hautement significative
l_3 /L	< 0,001	hautement significative
l_4 /L	< 0,01	significative
l_5 /L	< 0,001	hautement significative
l_6 /L	< 0,001	hautement significative
l_7 /L	< 0,001	hautement significative
$l_{pléo}$ /L	< 0,001	hautement significative
L_{P_2} /L	< 0,001	hautement significative
L_{P_6} /L_{P_2}	> 0,05	non significative
L_{P_7} /L_{P_2}	< 0,05	probable
l_{P_6} /L_{P_6}	< 0,001	hautement significative
l_{P_7} /L_{P_7}	< 0,01	(très) significative

TABLEAU XIX

Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les populations de Penvins et St-Michel

Grandeurs comparés	P	Différence de pente
$l_{tête}$ /L	> 0,05	non significative
l_1 /L	> 0,05	non significative
l_2 /L	> 0,05	non significative
l_3 /L	> 0,05	non significative
l_4 /L	> 0,05	non significative
l_5 /L	> 0,05	non significative
l_6 /L	> 0,05	non significative
l_7 /L	> 0,05	non significative
$l_{pléo}$ /L	< 0,05	probable
L_{P_2} /L	> 0,05	non significative
L_{P_6} /L_{P_2}	< 0,001	hautement significative
L_{P_6} /L_{P_6}	< 0,001	hautement significative
l_{P_7} /L_{P_7}	> 0,05	non significative

TABLEAU XX

Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les populations de Concarneau et d'Erquy

Grandeurs comparées	P	Différence de pente
$l_{tête}$ /L	> 0,05	non significative
l_1 /L	> 0,05	non significative
l_2 /L	> 0,05	non significative
l_3 /L	> 0,05	non significative
l_4 /L	> 0,05	non significative
l_5 /L	> 0,05	non significative
l_6 /L	> 0,05	non significative
l_7 /L	< 0,01	significative
$l_{pléo}$ /L	< 0,001	hautement significative
L_{P_2} /L	> 0,05	non significative
L_{P_6} /L_{P_2}	< 0,001	hautement significative
L_{P_7} /L_{P_2}	< 0,001	hautement significative
l_{P_6} /L_{P_6}	< 0,001	hautement significative
l_{P_7} /L_{P_7}	< 0,001	hautement significative

TABLEAU XXI

Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les populations d'Erquy et d'Oslo

Grandeurs comparées	P	Différence de pente
$l_{tête}$ /L	< 0,05	probable
l_1 /L	> 0,05	non significative
l_2 /L	> 0,05	non significative
l_3 /L	> 0,05	non significative
l_4 /L	> 0,05	non significative
l_5 /L	> 0,05	non significative
l_6 /L	> 0,05	non significative
l_7 /L	> 0,05	non significative
$l_{pléo}$ /L	> 0,05	non significative
L_{P_2} /L	< 0,05	probable
L_{P_6} /L_{P_2}	> 0,05	non significative
L_{P_7} /L_{P_2}	> 0,05	non significative
l_{P_6} /L_{P_6}	> 0,05	non significative
l_{P_7} /L_{P_7}	> 0,05	non significative

TABLEAU XXII

Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les populations d'Oslo et de Wilhelmshaven

Grandeurs comparées	P	Différence de pente
$l_{tête}$ /L	> 0,05	non significative
l_1 /L	< 0,01	significative
l_2 /L	< 0,001	hautement significative
l_3 /L	< 0,01	significative
l_4 /L	< 0,01	significative
l_5 /L	< 0,05	probable
l_6 /L	> 0,05	non significative
l_7 /L	> 0,05	non significative
$l_{pléo}$ /L	> 0,05	non significative
L_{P_2} /L	< 0,001	hautement significative
L_{P_6} /L_{P_2}	> 0,05	non significative
L_{P_7} /L_{P_2}	< 0,01	significative
l_{P_6} /L_{P_6}	< 0,01	significative
l_{P_7} /L_{P_7}	< 0,001	hautement significative

TABLEAU XXIII

Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les populations de Luc et de Newport

Grandeurs comparées	P	Différences de pente
$l_{tête}$ /L	> 0,05	non significative
l_1 /L	> 0,05	non significative
l_2 /L	> 0,05	non significative
l_3 /L	> 0,05	non significative
l_4 /L	> 0,05	non significative
l_5 /L	< 0,05	probable
l_6 /L	< 0,05	probable
l_7 /L	< 0,05	probable
$l_{pléo}$ /L	< 0,001	hautement significative
L_{P_2} /L	> 0,05	non significative
l_{P_6} /L_{P_2}	> 0,05	non significative
L_{P_7} /L_{P_2}	< 0,01	significative
l_{P_6} /L_{P_6}	> 0,05	non significative
l_{P_7} /L_{P_7}	> 0,05	non significative

TABLEAU XXIV

Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les populations de Biarritz et Askö

Grandeurs comparées	P	Différence de pente
$l_{tête}$ /L	> 0,05	non significative
l_1 /L	> 0,05	non significative
l_2 /L	> 0,05	non significative
l_3 /L	> 0,05	non significative
l_4 L	< 0,01	significative
l_5 /L	> 0,05	non significative
l_6 /L	> 0,05	non significative
l_7 /L	> 0,05	non significative
$l_{pléo}$ /L	< 0,05	probable
L_{P_2} L	< 0,01	significative
L_{P_6} /L_{P_2}	> 0,05	non significative
L_{P_7} /L_{P_2}	< 0,001	hautement significative
l_{P_6} /L_{P_6}	< 0,001	hautement significative
l_{P_7} /L_{P_7}	< 0,001	hautement significative

TABLEAU XXV

Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les populations de Luc et de Kiel

Grandeurs comparées	P	Différence de partie
$l_{tête}$ /L	< 0,01	significative
l_1 /L	< 0,001	hautement significative
l_2 /L	< 0,001	hautement significative
l_3 /L	< 0,001	hautement significative
l_4 /L	< 0,001	hautement significative
l_5 /L	< 0,001	hautement significative
l_6 /L	< 0,05	très probable
l_7 /L	> 0,05	non significative
$l_{pléo}$ /L	> 0,05	non significative
L_{P_2} /L	< 0,001	hautement significative
L_{P_6} /L_{P_2}	> 0,05	non significative
L_{P_7} /L_{P_2}	> 0,05	non significative
l_{P_6} /L_{P_6}	< 0,01	significative
l_{P_7} /L_{P_7}	< 0,001	hautement significative

TABLEAU XXVI

Comparaison statistique des constantes d'équilibre homologues pour les populations de Roscoff et de Kiel (d'après C. BOCQUET)

Grandeurs comparées	P	Différence de pente
$l_{tête}$ /L	< 0,01	significative
l_1 /L	< 0,01	significative
l_2 /L	< 0,05	probable
l_3 /L	> 0,05	non significative
l_4 /L	> 0,05	non significative
l_5 /L	> 0,05	non significative
l_6 /L	> 0,05	non significative
l_7 /L	> 0,05	non significative
$l_{pléo}$ /L	> 0,05	non significative
L_{P_2} /L	> 0,05	non significative
L_{P_6} /L_{P_2}	> 0,05	non significative
L_{P_7} /L_{P_2}	> 0,05	non significative
l_{P_6} /L_{P_6}	> 0,05	non significative
l_{P_7} /L_{P_7}	< 0,05	probable

TABLEAU XXVII

Corrélation entre le nombre de soies en crochet et la longueur totale L

Populations	Soies sur P_6				Soies sur P_7			
	N	r	α'	B'	N	r	α'	B'
Biarritz	199	0.57_6	0.27_8	$+ 0.21_5$	199	0.63_8	0.39_7	$+ 0.02_8$
Royan	185	0.79_1	0.47_9	0.20_1	185	0.78_6	0.46_2	0.19_2
Penvins	142	0.78_3	0.43_1	0.31_8	142	0.78_3	0.38_9	0.28_5
Concarneau	192	0.78_8	0.23_2	0.03_9	192	0.76_7	0.23_4	0.02_8
St-Michel	139	0.75_6	0.26_0	0.19_6	139	0.80_0	0.27_8	0.24_9
Roscoff	142	0.79_7	0.30_5	0.22_1	142	0.80_9	0.28_0	0.21_2
Erquy	140	0.77_7	0.44_2	0.35_7	140	0.82_2	0.43_1	0.40_8
Luc	160*	0.42_5	0.32_9	$+ 0.02_8$	200	0.65_0	0.50_1	0.47_5
Den Helder	137	0.75_8	0.80_7	0.63_4	137	0.80_0	0.84_0	0.78_7
Wilhelmshaven	148	0.80_2	0.71_5	0.83_4	148	0.86_6	0.73_5	0.99_7
Kiel	162*	0.58_8	0.61_6	0.45_3	201	0.69_3	0.69_1	0.74_3
Asko	145	0.84_7	1.03_4	1.13_4	145	0.86_4	1.04_4	1.17_2
Oslo	125	0.88_4	0.72_7	0.92_2	125	0.89_3	0.65_7	0.85_6
Newport	205	0.86_6	0.62_1	0.55_6	205	0.83_1	0.57_3	0.53_3

TABLEAU XXVIII

Valeurs caractéristiques des distributions du nombre de soies en crochet

Populations	P_6				P_7			
	Moyenne $\bar{x}$	±	Erreur-standard Sm	Ecart-type σ	Moyenne $\bar{x}$	±	Erreur-standard Sm	Ecart-type σ
Biarritz	15,1	±	0,25	2,25	16,0	±	0,3	2,78
Royan	15,0	±	0,25	1,99	14,5	±	0,25	1,82
Penvins	11,6	±	0,25	1,92	9,8	±	0,25	1,62
La Trinité	10,5	±	0,25	1,56	9,4	±	0,25	1,55
Concarneau	9,1	±	0,15	1,23	9,4	±	0,15	1,31
Port Poulhan	9,0	±	0,25	1,74	8,3	±	0,25	1,72
Pte de Millier	9,3	±	0,35	2,02	8,7	±	0,3	1,69
Grève St. Michel	6,9	±	0,15	1,08	5,8	±	0,25	1,67
Roscoff	8,0	±	0,2	1,52	7,0	±	0,2	1,37
Penze	8,7	±	0,25	1,69	7,8	±	0,25	1,54
Erquy	10,0	±	0,3	2,09	8,8	±	0,3	1,80
Cherbourg	10,7	±	0,3	2,15	9,4	±	0,3	2,11
Luc	14	±	0,35	3,31	11,4	±	0,35	3,16
Den Helder1	20,2	±	0,5	3,82	18	±	0,45	3,50
Wilhelmshaven	13,7	±	0,3	2,12	12,2	±	0,3	2,32
Kiel	16,3	±	0,45	4,25	14,2	±	0,45	4,25
Asko	20	±	0,45	3,43	18	±	0,4	3,04
Kristineberg	11	±	0,3	1,99	9,7	±	0,3	2,04
Oslo	11,9	±	0,35	2,42	10,3	±	0,35	2,48
Newport	15,0	±	0,35	2,95	12,8	±	0,35	3,02

TABLEAU XXIX

Hybrides expérimentaux
Valeurs caractéristiques des distributions du nombre de soies
pour une taille moyenne (1,8 mm < L < 2,2 mm)

Populations hybrides	Péréiopodes	Moyenne $\bar{x}$	±	erreur standard Sm	Ecart-type σ
W DH + DH W	P_6	15,8	±	0,45	2,80
	P_7	13,5	±	0,55	3,25
A O + O A	P_6	14.7	±	0,70	3,48
	P_7	12,6	±	0,50	2,69
A SM + SM A	P_6	10.9	±	0.60	3,27
	P_7	9,8	±	0,50	2,74

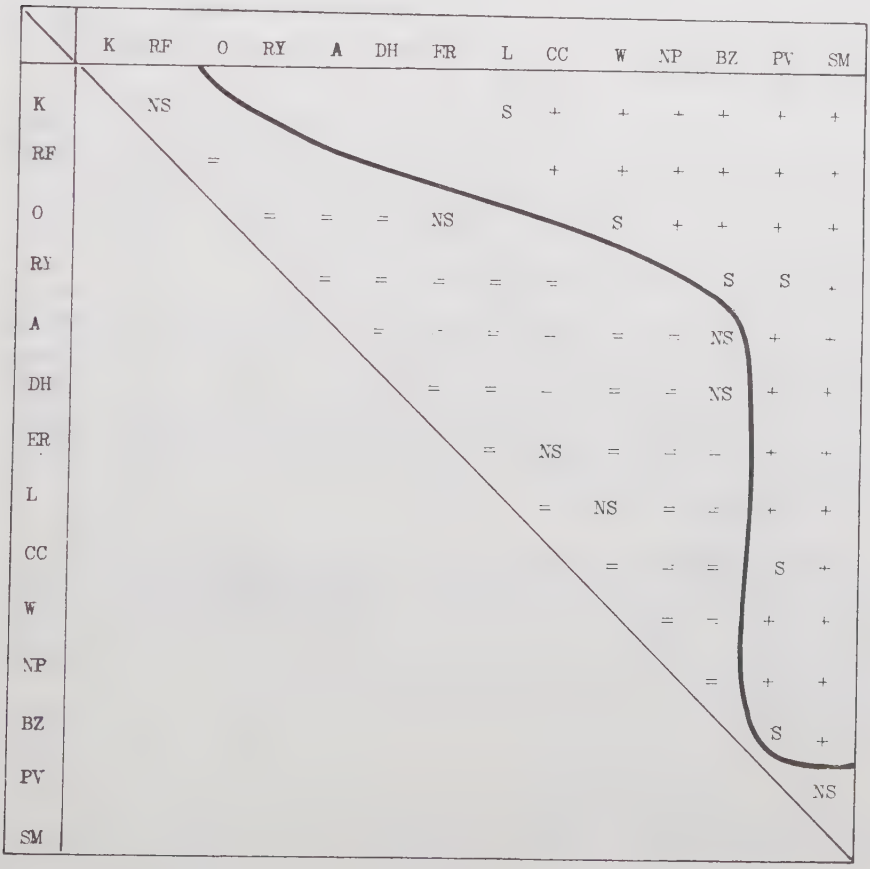

FIGURE 8

Diagramme regroupant les comparaisons globales approximatives des gradients de croissance du corps. Les signes S et + indiquent les différences significatives, les signes NS et = indiquent les similitudes; la courbe tracée représente la « zone limite » de regroupement pour chaque population.

B. — ***Essai d'interprétation.***

Comme nous l'avons déjà signalé (C. Bocquet et G. Prunus, 1967), il apparaît indiscutablement qu'il existe des différences aussi importantes et même parfois plus importantes entre deux des populations étudiées dans ce travail qu'entre deux espèces de la super-espèce *Jaera albifrons,* telles que les a définies C. Bocquet (1953, p. 295), c'est-à-dire, à partir de l'étude d'une seule population par espèce.

Ce fait se vérifie même si nous considérons simplement deux populations appartenant au même type (*albifrons* ou *syei*) : il en est ainsi pour Roscoff (RF) et Saint-Michel (SM), ou pour Biarritz (BZ) et Royan (RY).

Il semble donc que les gradients d'allométrie du corps ne constituent pas une particularité spécifique, mais qu'au contraire, chaque population présente son propre gradient assez indépendant; il sera intéressant de vérifier si ce phénomène se retrouve chez d'autres espèces du complexe *Jaera albifrons.*

Cette « variabilité biométrique » et l'impossibilité qu'elle prouve d'une séparation claire entre deux groupes de populations constituent bien entendu, un argument supplémentaire pour la non-distinction spécifique entre *albifrons* et *syei*; mais surtout, elle montre combien il faut être prudent dans l'utilisation à des fins taxinomiques des critères biométriques.

Les différences significatives observées entre les populations examinées traduisent l'existence d'états génétiques distincts, quoique très proches, résultant de l'évolution que chaque population, relativement isolée dans la nature, semble avoir subi pour son propre compte.

Chapitre III

Caractères allométriques des péréiopodes

A. — *Analyse des résultats.*

Toutes les mesures relatives aux carpopodites des péréiopodes 2, 6 et 7 ont été effectuées sur les mêmes échantillons que les mesures du corps.

La longueur du carpopodite du deuxième péréiopode, L_{P2}, a été mesurée afin de constituer une deuxième grandeur de référence pour l'étude de la croissance des péréiopodes postérieurs, porteurs des variants sexuels; la croissance relative de L_{P2} a d'ailleurs été étudiée en fonction de L, grandeur de référence initiale.

Les courbes d'allométrie de L_{P6} et de L_{P7} en fonction de L_{P2} rendent compte de l'accroissement en longueur des carpopodites correspondants; la croissance des lobes sexuels est estimée par l'étude allométrique, pour chaque carpopodite, de sa largeur en fonction de sa longueur : l_{P6}/L_{P6} et l_{P7}/L_{P7}. Ce dernier procédé n'est d'ailleurs pas entièrement satisfaisant car il ne traduit pas exactement l'importance volumétrique des lobes sexuels, mais seulement de leur projection sur le plan d'observation au microscope.

Les valeurs caractéristiques de ces courbes d'allométrie sont indiquées pour chaque population, comme pour le corps, dans les tableaux I à XIV.

Ces corrélations logarithmiques sont toutes bien linéaires, leur coefficient étant très élevé ($0{,}85 < r < 0{,}95$), bien que généralement inférieur à celui qu'on observe pour les dimensions du corps.

Les résultats des estimations des différences de pente entre certaines populations, selon la méthode de Reeve, sont également indiqués dans les tableaux XV à XXVI.

La croissance de L_{P2} est en général assez proche de l'isométrie; seule celle de Oslo (O) est plutôt majorante, tandis que celles de Saint-

Michel (SM), Askö (A) et Penvins (PV) sont plutôt minorantes; il n'existe donc, sur ce point, qu'assez peu de différences significatives entre les diverses populations.

En ce qui concerne les péréiopodes postérieurs, on remarque immédiatement l'analogie entre les résultats relatifs à P_6 d'une part et à P_7 d'autre part; ce fait démontre un certain parallélisme existant, à partir du stade V du développement, entre les croissances respectives des variants sexuels des deux péréiopodes. Il existe cependant un certain écart absolu, souvent significatif, entre les valeurs de α de L_{P6}/L_{P2} et de L_{P7}/L_{P2}, cette dernière étant toujours plus importante.

L'étude comparée de la croissance en longueur des carpopodites permet de constater que l'allométrie est presque toujours minorante, les seules valeurs supérieures à 1 étant celles qui sont relatives à L_{P7}/L_{P2} pour RF, BZ et W. Cependant, parmi l'échelonnement des α, il existe des écarts très importants tels que ceux qu'on observe entre PV et SM, ou entre CC et ER.

Si l'on range les populations suivant l'ordre croissant des valeurs de α, pour P_6 comme pour P_7, on obtient un étagement différant très nettement de celui qui a été établi pour la croissance du corps (Tableau B); on y retrouve seulement les positions extrêmes occupées par RF d'une part et SM de l'autre :

Tableau B

Etagement des populations étudiées en fonction des valeurs croissantes des coefficients de croissance en longueur des carpopodites.

P_6		P_7	
SM	Grève St-Michel	SM	Grève St-Michel
ER	Erquy	ER	Erquy
DH	Den Helder	L	Luc-sur-Mer
O	Oslo	DH	Den Helder
A	Askö	A	Askö
RY	Royan	PV	Penvins
BZ	Biarritz	NP	Newport
PV	Penvins	O	Oslo
L	Luc-sur-Mer	K	Kiel
CC	Concarneau	CC	Concarneau
W	Wilhelmshaven	RY	Royan
K	Kiel	BZ	Biarritz
RF	Roscoff	W	Wilhelmshaven
NP	Newport	RF	Roscoff

Cet ordre est d'ailleurs, lui aussi, sans le moindre lien avec les critères géographiques ou autres déjà exposés.

La croissance en largeur des carpopodites est toujours majorante (excepté pour K) et présente même des coefficients très élevés chez certaines populations telles que ER et O. Ces dernières ne présentent pourtant pas les lobes les plus développés, mais cela peut s'expliquer par un retard important accumulé au cours des premiers stades du développement.

L'étalement des valeurs de α est encore beaucoup plus important que celui relatif aux longueurs, ce qui se traduit par de nombreuses différences hautement significatives entre populations : BZ-DH, PV-CC, CC-ER, O-W, BZ-A.

Nous observons donc encore un nouvel échelonnement des populations, très différent de ceux qui ont été établis précédemment (Tableau C) :

TABLEAU C

Etagement des populations étudiées en fonction des valeurs croissantes des coefficients de croissance en largeur des carpopodites.

P_6		P_7	
K	Kiel	K	Kiel
RF	Roscoff	BZ	Biarritz
CC	Concarneau	CC	Concarneau
BZ	Biarritz	RF	Roscoff
NP	Newport	RY	Royan
RY	Royan	NP	Newport
L	Luc-sur-Mer	W	Wilhelmshaven
SM	Grève St-Michel	A	Askö
PV	Penvins	PV	Penvins
DH	Den Helder	L	Luc-sur-Mer
W	Wilhelmshaven	DH	Den Helder
A	Askö	SM	Grève St-Michel
ER	Erquy	O	Oslo
O	Oslo	ER	Erquy

De plus, cet étagement ne coïncide nullement avec celui que la simple étude descriptive de l'importance du lobe permettait d'établir approximativement; le cas de K est particulièrement frappant à cet égard : les lobes sexuels de cette population sont très développés alors que leur croissance relative est la plus faible.

B. — *Essai d'interprétation.*

Il ressort de cette analyse l'impression d'une anarchie assez décevante, mais qui traduit l'extrême variabilité de ces équilibres biométriques.

Les comparaisons entre populations fournissant des résultats assez voisins pour P_6 et pour P_7, il semble logique de penser que les deux péréiopodes subissent l'action des mêmes facteurs géniques, les écarts observés résultant de sensibilités différentes des carpopodites à ces mêmes facteurs.

Pour chaque population, la discordance entre ces résultats et ceux relatifs à la forme du corps suggère une indépendance assez grande entre les systèmes géniques responsables de ces deux caractères quantitatifs.

Entre les diverses populations étudiées, nous notons, comme pour le corps, des différences aussi importantes que celles qui ont été observées entre espèces (C. Bocquet, 1953) et qui révèlent de réelles divergences génétiques. Cependant l'hétérogénéité des résultats, certaines populations (L-K, PV-CC) présentant des croissances voisines pour les longueurs et différentes pour les largeurs ou *vice-versa*, conduit à penser que les systèmes multifactoriels particuliers à chaque population, responsables de ces taux de développement, sont de nature extrêmement complexe.

Du point de vue taxinomique, nous constatons des divergences aussi bien entre des populations de la même forme, *albifrons* (ex. CC-ER) ou *syei* (ex. K-DH), qu'entre les deux formes; ce fait constitue donc un argument supplémentaire pour leur regroupement en une seule espèce. Il faut toutefois reconnaître que la mesure de largeur prise sur le lobe sexuel, l_{P6} ou l_{P7}, ne permet pas d'apprécier les différences d'allongement de ce lobe vers le propodite.

Chapitre IV

Analyse quantitative de la sétosité des lobes sexuels

Un simple examen morphologique permet de penser que le nombre de soies en crochet portées par les lobes des P_6 et P_7 constitue un critère essentiel d'appréciation des distances systématiques séparant les diverses populations.

Ce caractère quantitatif se prête tout particulièrement à une analyse statistique; cependant les *Jaera* ne cessant de croître qu'avec

la mort, il s'est avéré nécessaire d'envisager cette analyse selon deux méthodes fondamentalement différentes : j'ai étudié, d'une part la corrélation entre le nombre de soies et la taille des individus, d'autre part la variabilité de cette sétosité chez les animaux de taille moyenne.

A. — *Corrélation entre le nombre de soies et la taille pour les populations examinées.*

Pour cette étude, le décompte des soies a été effectué systématiquement chez tous les individus utilisés pour l'étude allométrique.

Le calcul préliminaire du coefficient de corrélation droite-gauche ρ_{dg}, selon une méthode très simple indiquée par J. Cals-Usciati (1964), prouve l'absence de tout facteur de différenciation sur ce point et justifie le choix de la valeur moyenne, comme je l'ai déjà indiqué.

Les résultats de cette analyse comparée ont déjà été publiés (C. Bocquet et G. Prunus, 1967) pour les populations de Luc et de Kiel; depuis, une analyse semblable a été effectuée par C. Harvey et E. Naylor (1968) sur quelques populations anglaises et scandinaves.

1°) *Calcul des régressions.*

Après l'essai d'utilisation des coordonnées logarithmiques et semi-logarithmiques, c'est l'emploi des coordonnées arithmétiques qui s'est révélé traduire cette corrélation de la façon la plus satisfaisante. Le coefficient *r* n'est jamais très élevé (tableau XXVII, p. 676) mais indique, malgré tout, l'existence d'une corrélation positive nette entre le nombre de soies, Y (intervalle de classe = 2 soies) et la taille X (en mm).

Après vérification, ces corrélations arithmétiques s'avèrent linéaires pour les tailles comprises entre 1,4 mm et 2,5 mm. Cette restriction s'explique, d'une part par le nombre beaucoup trop faible d'individus de très grande taille ayant pu être analysés, d'autre part par une très grande fluctuation dans l'apparition des premières soies au cours des stades pré-pubères. Pour L et K, il a même été nécessaire de n'établir la régression relative à P_6 qu'à partir de 1,7 mm.

Les droites de régression des 14 populations, pour P_6 et P_7, ont été construites graphiquement (Fig. 9 et 10) après calcul de leurs coefficients, α' et B', par la méthode classique des moindres carrés (tableau XXVII).

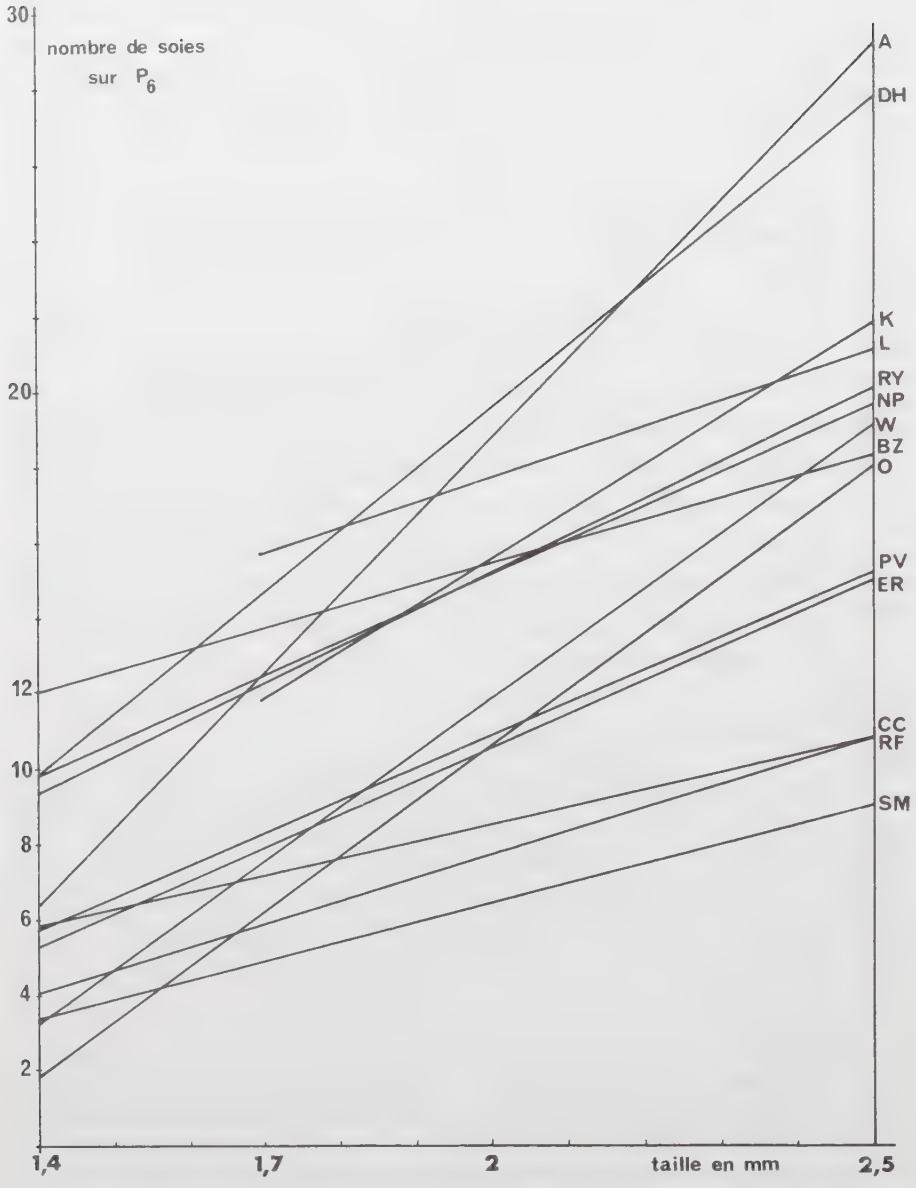

FIGURE 9
Régression arithmétique du nombre de soies sur P_6 en fonction de la taille L, pour les différentes populations étudiées.

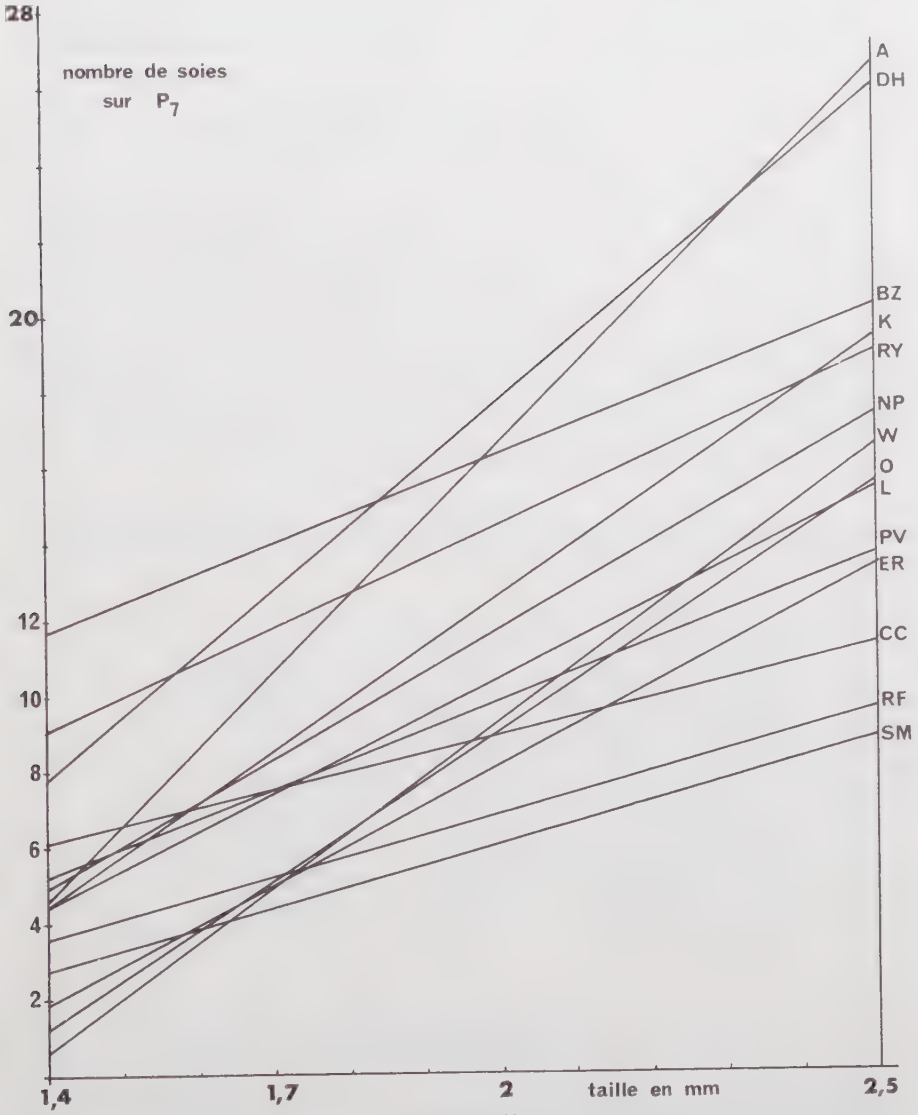

FIGURE 10

Régression arithmétique du nombre de soies sur P_7 en fonction de la taille L, pour les différentes populations étudiées.

2°) *Comparaison des populations.*

En premier lieu, il est intéressant de noter que l'analogie approximative entre P_6 et P_7, observée pour la croissance relative des lobes sexuels (l_{P6}/L_{P6} et l_{P7}/L_{P7}), se retrouve ici plus nettement encore,

l'ordre des populations en fonction des valeurs de α' étant pratiquement identique pour les deux péréiopodes. De plus, pour chaque population, les écarts entre α' P_6 et α' P_7 ne sont jamais significatifs (exception faite de Luc pour la raison évoquée plus haut).

En second lieu, on est frappé par les variations considérables de cette augmentation d'une population à l'autre, les pentes s'échelonnant de valeurs extrêmement faibles (0,23) à des valeurs supérieures à 1; ainsi, par exemple, pour les populations d'Askö et de Concarneau, le nombre de soies, à partir d'un même nombre moyen voisin de 6 chez les jeunes mâles, augmente jusqu'à 30 pour l'une alors qu'il n'excède pas 10 chez l'autre. Entre ces deux extrêmes, il existe tout un étagement des valeurs qui interdit une séparation des populations en deux ou plusieurs ensembles relativement homogènes (Tableau D).

Tableau D

Etagement des populations étudiées selon l'ordre croissant des coefficients d'augmentation de la sétosité des lobes en fonction de la taille.

P_6		P_7	
CC	Concarneau	CC	Concarneau
SM	Grève St-Michel	SM	Grève St-Michel
BZ	Biarritz	RF	Roscoff
RF	Roscoff	PV	Penvins
L	Luc-sur-Mer	BZ	Biarritz
PV	Penvins	ER	Erquy
ER	Erquy	RY	Royan
RY	Royan	L	Luc-sur-Mer
K	Kiel	NP	Newport
NP	Newport	O	Oslo
W	Wilhelmshaven	K	Kiel
O	Oslo	W	Wilhelmshaven
DH	Den Helder	DH	Den Helder
A	Askö	A	Askö

Enfin, à ces différences de pentes viennent s'ajouter des différences de position, elles aussi très importantes, résultant d'une augmentation plus ou moins rapide de la sétosité au cours des stades juvéniles du développement; ainsi, pour P_6, les populations BZ et SM présentent des augmentations parallèles, l'écart constant étant de 8 soies environ.

3°) *Interprétation et discussion.*

Cette analyse sera utilement complétée par celle de la « sétosité moyenne » mais, dès à présent, nous pouvons constater que la distinc-

tion entre *albifrons* et *syei* est incompatible avec l'extrême variabilité que montre l'augmentation du nombre de soies.

Harvey et Naylor, après une analyse semblable de trois populations baltes et de trois populations atlantiques, indiquent que les pentes des lignes de régression sont d'autant plus élevées que la salinité de l'eau dans laquelle vivent les populations est plus faible; ils constatent même des différences de taux de développement, en une station donnée, entre les individus récoltés sur les algues, d'une part, et sous les pierres, d'autre part. Bien qu'ils aient exclusivement examiné des animaux récoltés dans la nature, et non des exemplaires issus d'élevage, ils en concluent que les *syei* seraient une forme d'eau saumâtre de l'espèce *albifrons*. L'influence d'un tel facteur écologique dans la spéciation des *Jaera* peut très bien être envisagé, mais il me semble pour le moins hasardeux d'accorder une valeur taxinomique à des différences quantitatives dont la nature héréditaire n'a pas été établie.

Les taux de salinité, aux lieux de récolte des 14 populations d'élevage analysées dans ce travail, n'ont pas été mesurés, mais la position relative des populations baltes, par rapport à celles de l'Atlantique ou de la mer du Nord, ne confirment pas pleinement la corrélation envisagée par Harvey et Naylor : A présente bien l'augmentation de soies la plus forte, mais l'augmentation de DH, vivant dans les eaux normalement salées de la mer du Nord, est significativement plus importante que celle de K; de même, le facteur salinité ne peut expliquer les différences très importantes observées entre RY et CC par exemple.

B. — ***Variabilité de la « sétosité moyenne ».***

Aux 14 populations déjà citées ont été ajoutées, pour cette analyse, six populations provenant de points géographiques intermédiaires : La Trinité (LT), Pors Poulhan (PP), Pointe du Millier (PM), Penzé (PZ), Cherbourg (CH) et Kristineberg (KB). Les résultats de cette étude ayant fait l'objet d'une note antérieure (G. Prunus, 1967), ne seront que très rapidement résumés ci-dessous.

Pour chaque souche, le décompte des soies a été effectué sur un échantillon assez important (de 50 à 100) d'individus mâles dont la

taille était comprise entre 1,8 mm et 2,2 mm. Le choix de cet intervalle de taille a été fait en fonction des critères suivants : d'une part, il devait être représentatif de la taille moyenne des mâles de la population, d'autre part, il devait être assez restreint pour éviter autant que possible une interférence de la croissance dans cette étude.

La distribution de fréquences obtenue est de type gaussien et ses paramètres permettent d'établir un « état de sétosité moyen » caractéristique de chaque population (tableau XXVIII, p. 676).

Pour l'ensemble des valeurs obtenues, on remarque immédiatement un parallélisme très net entre les deux péréiopodes. A l'exception de la souche BZ, le nombre de soies sur P_7 est toujours inférieur d'une à deux unités à celui sur P_6.

L'éventail des valeurs moyennes est très largement ouvert, démontrant ainsi l'extrême variabilité avec laquelle se manifeste le caractère sétosité pour une taille donnée. L'analyse de la variance selon la technique exposée précédemment indique que les moyennes sont statistiquement différentes; ainsi se trouve démontrée l'hétérogénéité de l'ensemble des populations.

Calculé par une méthode approchée (A. Vessereau, 1960), l'écart entre les moyennes minimum traduisant une différence significative, dénommé « écart-significatif minimum » est de 0,9, aussi bien pour P_6 que pour P_7. Cette valeur ne permet que des regroupements extrêmement réduits de souches (3 ou 4 maximum).

Il est également intéressant d'observer avec précision l'ordre selon lequel s'échelonnent les valeurs moyennes relatives aux populations analysées (Tableau E).

L'ensemble des populations bretonnes est fortement hétérogène bien que les moyennes figurent toutes parmi les plus faibles du lot; en particulier, la population de Saint-Michel se caractérise par un nombre de soies extrêmement faible. De part et d'autre de cette station, on observe un accroissement discontinu des « sétosités moyennes » bien que les lieux de récolte soient très rapprochés.

Les populations scandinaves de KB et O ont des moyennes du même ordre que celles de certaines populations bretonnes (PV ou ER); ce rapprochement me paraît être d'un grand intérêt, car il se mani-

TABLEAU E

Etagement des populations étudiées selon l'ordre croissant des sétosités moyennes.

P_6		P_7	
SM	Grève St-Michel	SM	Grève St-Michel
RF	Roscoff	RF	Roscoff
PZ	Penzé	PZ	Penzé
PP	Pors Poulhan	PP	Pors Poulhan
CC	Concarneau	CC	Concarneau
PM	Pointe du Millier	PM	Pointe du Millier
ER	Erquy	ER	Erquy
LT	La Trinité	LT	La Trinité
CH	Cherbourg	CH	Cherbourg
KB	Kristineberg	KB	Kristineberg
PV	Penvins	PV	Penvins
O	Oslo	O	Oslo
W	Wilhelmshaven	L	Luc-sur-Mer
L	Luc-sur-Mer	W	Wilhelmshaven
RY	Royan	K	Kiel
BZ	Biarritz	RY	Royan
K	Kiel	BZ	Biarritz
A	Askö	A	Askö
DH	Den Helder	DH	Den Helder

feste également au niveau de la formule chromosomique (P. LÉCHER, 1968).

L'ensemble des populations dite *syei* est, lui aussi, très hétérogène; les différences sont parfois considérables entre des populations proches (telles que Den Helder et Wilhelmshaven) ou, au contraire, minimes entre des souches très éloignées (telles que Kiel et Biarritz).

Les écarts-types, traduisant la dispersion des distributions relatives à chaque population, atteignent des valeurs assez élevées; ils indiquent donc une forte variabilité individuelle, qui est d'ailleurs fort logiquement plus importante chez les populations présentant le plus grand nombre de soies.

C. — *Conclusions.*

L'utilisation complémentaire des résultats fournis par ces deux méthodes d'analyse de la sétosité des lobes sexuels fait ressortir certains éléments de différenciation des populations dont la signification biologique semble indiscutable.

Que ce soit par son « état moyen » ou par son rythme d'augmentation, la sétosité des lobes sexuels se révèle constituer un caractère

extrêmement variable; la variabilité avec laquelle se manifeste ce caractère d'une population à l'autre interdit toute séparation taxinomique en deux groupes *albifrons* et *syei*.

TROISIÈME PARTIE

ANALYSE D'HYBRIDATIONS EXPÉRIMENTALES

CHAPITRE I

Hybridation expérimentale entre individus de Biarritz et individus de Den Helder

L'analyse biométrique détaillée ayant démontré l'existence d'importantes divergences génétiques entre les différentes populations étudiées, il m'a semblé utile d'entreprendre, en ce qui concerne l'ensemble des caractères biométriques, l'analyse de populations hybrides obtenues expérimentalement à partir des populations d'élevage.

De nombreux croisements ont ainsi été obtenus au laboratoire; ils intéressent en fait la plupart des populations maintenues en élevage. Cependant, il était impensable de tenter d'obtenir chaque fois des hybrides mâles en nombre suffisant pour permettre une analyse biométrique complète.

Dans un premier temps, j'ai réalisé et étudié l'hybridation expérimentale entre les populations de Biarritz (BZ) et de Den Helder (DH). Ces populations ont été choisies en raison de leur éloignement géographique, de leurs différences chromosomiques et, du point de vue biométrique, parce que, voisines pour la forme du corps, elles diffèrent nettement par le taux de développement des variants sexuels des péréiopodes. Il s'est avéré par la suite que ce choix n'avait pas été judicieux car ces hybrides ne constituent absolument pas le type moyen que j'espérais rencontrer.

A partir d'individus prélevés dans les populations BZ et DH, soigneusement isolés dès leur naissance, des croisements dans les deux sens ont permis, sans le moindre échec, d'obtenir deux échan-

tillons d'hybrides, BZ-DH et DH-BZ, assez importants pour être statistiquement représentatifs de véritables populations d'hybrides expérimentaux.

Afin de permettre toutes les comparaisons entre parents et hybrides, toutes les mesures de longueurs et de largeurs du corps et des péréiopodes et tous les décomptes de soies déjà indiqués ont été effectués sur les deux échantillons, BZ-DH et DH-BZ; les différentes analyses biométriques ayant démontré l'identité statistique des hybrides réciproques, j'ai pu réunir l'ensemble des individus en un seul lot d'hybrides de première génération dont tous les paramètres biométriques calculés ont été comparés aux coefficients homologues des populations parentes. Les principaux résultats de ces comparaisons ont été publiés récemment (G. Prunus, 1968); les conclusions qu'on peut déduire ne seront que très brièvement rappelées.

En ce qui concerne les gradients d'allométrie du corps des hybrides, toutes les allométries, de la tête au pléotelson, sont minorantes, les constantes d'équilibre différant de la population basque et *a fortiori* de la population hollandaise. Ces résultats, qui paraissent contradictoires avec les faits d'hétérosis, ne concernent toutefois que des individus hybrides ayant déjà atteint ou dépassé le stade prémâle. Pour les autres caractères biométriques (relatifs aux lobes des péréiopodes), les hybrides se rapprochent de la population parentale BZ.

Il est donc logique de penser que, lors de ces croisements interpopulations, le système polygénique responsable du développement des variants sexuels de BZ exerce une dominance plus ou moins complète sur son homologue de DH. De plus, l'affrontement des deux systèmes génétiques dans un même génome se traduit par une grande variabilité dans l'expression phénotypique des caractères quantitatifs.

Chapitre II

Autres hybridations expérimentales

S'il ne pouvait être question d'étudier biométriquement toutes les hybridations réalisables entre les populations maintenues en élevage, il était cependant souhaitable de vérifier, au moins partiellement, si

les conclusions tirées de l'hybridation BZ-DH + DH-DZ pouvaient être généralisées. Ainsi, l'observation de quelques individus isolés ne permettant aucune conclusion statistiquement valable, trois nouveaux types de croisements ont été multipliés afin d'obtenir un nombre suffisant de mâles (entre 30 et 50) pour permettre, au moins, une analyse de la sétosité moyenne; il va sans dire que les animaux n'ont alors été sacrifiés que lorsqu'ils avaient atteint la classe de taille moyenne adoptée.

Ces trois types d'hybridations expérimentales ont été choisis en fonction de l'origine géographique des populations et des sétosités moyennes de chacune d'elles :

— Askö-Saint-Michel (= A-SM) : ces deux populations représentent les valeurs extrêmes de l'échelle de variation des nombres de soies moyens;

— Askö-Oslo (= A-O) : ces deux populations scandinaves proviennent, l'une de la mer Baltique, l'autre des côtes atlantiques;

— Wilhelmshaven-Den Helder (= W-DH) : ces deux populations présentent des nombres de soies très différents malgré leurs origines géographiques voisines.

1°) *Analyse des résultats.*

L'aspect moyen des carpopodites de ces trois types d'hybrides expérimentaux est représenté sur la figure 11.

Les valeurs caractéristiques des distributions observées sont indiquées dans le tableau XXIX et peuvent être ainsi comparées à celles des parents respectifs (tableau XXVIII) (p. 676 et 677).

Comme pour les hybrides BZ-DH, ces distributions réunissent les hybrides obtenus dans les deux sens de croisements, aucune différence n'étant décelable entre les deux catégories.

Pour les trois hybridations, tant pour P_6 que pour P_7, les valeurs moyennes sont intermédiaires entre celles des parents; dans tous les cas, la sétosité moyenne des hybrides est statistiquement différente de celle de chacun des parents. Cependantn, ces moyennes se rapprochent beaucoup plus des moyennes « parentes » les plus faibles, c'est-à-dire respectivement de celles de SM, O et W.

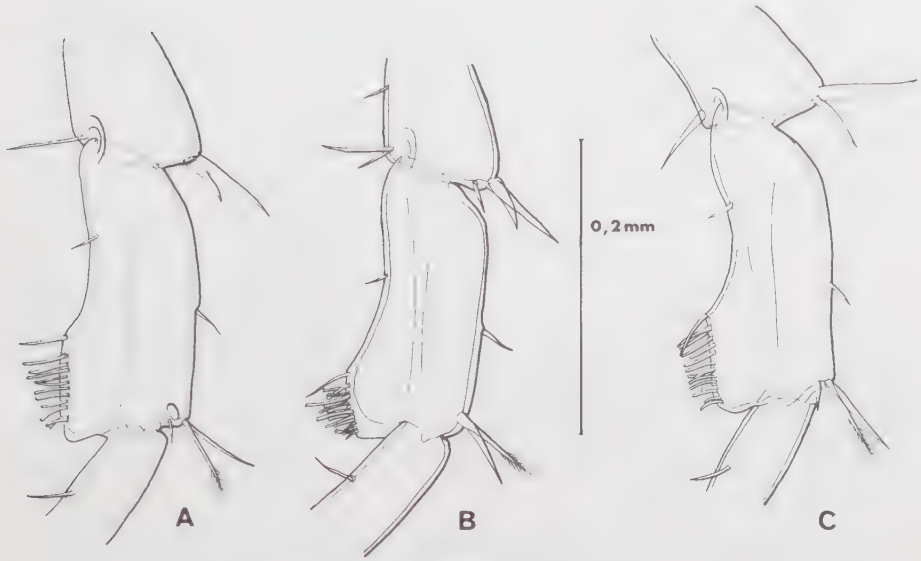

FIGURE 11
Carpopodites de P_6 d'hybrides mâles de taille moyenne :
A. — Askö - St-Michel (A-SM).
B. — Askö-Oslo (A-O).
C. — Wilhelmshaven - Den Helder (W-DH).

Comme pour l'hybridation BZ-DH, la distribution des hybrides est toujours très étendue, l'indice de dispersion σ étant plus élevé que celui de chacun des parents.

2°) *Conclusions.*

Ces résultats ne confirment que partiellement ceux de l'hybridation BZ-DH, mais ils sont en accord avec l'étude descriptive des hybrides K-RF par BOCQUET (1953, p. 369).

En fait, les hybrides BZ-DH semblent constituer un cas plutôt exceptionnel par rapport aux autres hybrides, fait qui ne pouvait évidemment pas être prévu lors du choix initial de ce croisement.

En règle générale, il semble donc que les hybrides inter-populations de *J.* (*albifrons*) *albifrons* présentent des caractères intermédiaires, mais que le système génique particulier de la population présentant la sétosité la plus faible exerce une dominance partielle. Le partage d'influence entre les deux systèmes multifactoriels présents entraîne, de surcroît, chez les hybrides de première génération, une plus grande variabilité de la sétosité que celle des parents.

L'analyse d'hybrides interspécifiques, parmi les espèces du complexe *Jaera albifrons*, avait permis à Bocquet (1953) d'énoncer des conclusions pratiquement identiques.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Par leurs préférences écologiques assez voisines et surtout par l'aspect qualitatif commun des caractères sexuels secondaires, c'est-à-dire la présence de lobes garnis de soies en crochet sur les carpopodites des péréiopodes P_6 et P_7, toutes les populations analysées dans ce travail se distinguent très aisément des autres espèces de la super-espèce *Jaera albifrons*.

Les divers types d'analyses biométriques effectués ont permis de mettre en évidence des différences quantitatives significatives entre ces populations; observées sur des animaux nés et maintenus en élevage dans des conditions identiques, ces différences ne peuvent être considérées comme résultant de variations phénotypiques adaptatives et ont donc une signification héréditaire certaine. Il me semble utile, à ce propos, de rappeler la similitude observée entre animaux récoltés et animaux d'élevage d'une même population (Luc-sur-Mer); ce fait constitue évidemment une preuve supplémentaire de la nature génétique des différences biométriques entre les populations étudiées, mais il permet également d'envisager à l'avenir, dans une étude semblable, une énorme simplification du travail et par conséquent, des possibilités d'élargissement de l'analyse.

Ainsi, chaque population ou presque présente ses propres caractères biométriques sans qu'on puisse déceler de coupure franche entre deux groupes de populations; il est donc exclu qu'on élève ces caractères biométriques au niveau des facteurs de différenciation systématique spécifiques, ou même sub-spécifiques.

Dans ces conditions, il est logique de mettre un terme à la controverse résultant de la distinction entre *albifrons* et *syei* et d'englober ces populations et toutes celles dont les mâles présentent les mêmes variants sexuels en une seule et même espèce : *Jaera* (*albifrons*) *albifrons* Forsman.

A mon avis, la désignation trinominale doit être conservée car, si elle n'est pas parfaite au point de vue de la nomenclature traditionnelle, elle offre l'avantage de rappeler nettement que les cinq espèces encore reconnues dans la super-espèce sont beaucoup plus proches l'une de l'autre que d'aucune autre espèce du genre, telles que *J. sarsi* ou *J. nordmanni* par exemple. L'usage des parenthèses qui entourent le terme désignant la super-espèce permet d'éviter toute confusion avec la désignation sub-spécifique classique.

Dans un article récent (1966), D. Amadon propose une petite modification à cette désignation déjà utilisée (C. Bocquet et G. Prunus, 1963) qui consiste à remplacer les parenthèses par des crochets; il invoque pour cela l'usage qui est fait parfois des parenthèses pour désigner une sous-espèce.

La comparaison des données quantitatives relatives aux péréiopodes des hybrides intra-spécifiques et des populations parentes permet de préciser le déterminisme génétique des divergences inter-populations. Le caractère souvent intermédiaire des hybrides et l'identité statistique des hybrides réciproques prouvent que ces particularités biométriques sont déterminées par des systèmes géniques multifactionnels autosomiques dont l'action ne se manifeste phénotypiquement que chez les mâles. Il ne s'agit évidemment pas d'une hérédité liée au sexe, mais plutôt d'un déterminisme du type sex-limited.

Chez ces hybrides intra-spécifiques de première génération, le système génique responsable du développement le plus faible des lobes et de leur sétosité exerce le plus souvent une dominance plus ou moins complète sur le système homologue, ou est plus ou moins épistatique par rapport à ce dernier. L'hypothèse la plus vraisemblable me paraît être l'existence d'une série épistatique de systèmes multifactoriels, l'épistasie étant parfois totale (ex. BZ sur DH), mais le plus souvent partielle.

Il est assez paradoxal de constater que, parmi l'ensemble de gènes quantitatifs majorants et minorants qui composent chacun de ces systèmes multifactoriels, ce sont les gènes exerçant une action minorante sur la sétosité des lobes sexuels qui ont un effet dominant.

De plus, les analyses biométriques ont permis d'établir, pour chaque caractère étudié, un ordre d'étagement des populations (ta-

bleaux A, B, C, D et E); la discordance complète entre ces divers échelonnements démontre, pour une population donnée, l'indépendance des systèmes géniques responsables de chaque caractère étudié.

Comme le souligne notamment P. L'Héritier (1964), de telles différences génétiques constituent le plus souvent un critère suffisant pour une différenciation entre sous-espèces et même parfois entre espèces très voisines (F. J. Ayala, 1965; H. Winge, 1965). Ces différences ne peuvent apparaître qu'à la suite de mutations modifiant une espèce dans des directions diverses; elles sont le résultat de la micro-évolution divergente de populations partiellement isolées, d'un point de vue génétique, des populations adjacentes.

En ce qui concerne le cas qui nous intéresse dans ce travail, il est important de rappeler que les *Jaera* sont des Isopodes marcheurs particulièrement sédentaires : à plusieurs années d'intervalle, on retrouve la même population, occupant la même aire restreinte d'une dizaine de mètres carrés. Ces animaux étant, de plus, dépourvus de stades larvaires planctoniques, on conçoit aisément que la moindre barrière géographique, si minime qu'elle paraisse à notre échelle, ait entraîné l'isolement génique, au moins partiel, de chaque population. Cet isolement fournit d'ailleurs l'explication essentielle des résultats de l'analyse chromosomique des populations dans une zone de recouvrement (P. Lécher, 1968).

Selon J. M. Savage (1963), il existerait deux types de variations intra-spécifiques : la variation due au hasard (« random variation ») et la variation écologique (« ecological variation »), ce dernier type engendrant la différenciation en races ou en clines. Chez *Jaera* (*albifrons*) *albifrons*, les conditions écologiques locales sont peut-être responsables de la variation observée, mais il me paraît plus vraisemblable que la fixation des différents systèmes géniques est simplement due au hasard car les caractères variables n'offrent que très peu de prise ou même pas du tout à la sélection naturelle.

D'ailleurs, l'exemple de « random variation » que cite Savage est tout à fait comparable à celui de *J.* (*albifrons*) *albifrons* : il s'agit d'un poisson commun le long des côtes occidentales d'Amérique du Nord, *Gibbonsia elegans*. Chez ce poisson, l'épaisseur du corps manifeste une importante variabilité, comparable à celle qui affecte la « sétosité

moyenne » des lobes sexuels de *J.* (*albifrons*) *albifrons*. Entre deux populations extrêmes nettement séparées, les autres populations présentent des valeurs intermédiaires et bien qu'elles soient partiellement isolées les unes des autres, il se produit entre elles un certain échange génique. Le caractère « épaisseur du corps » constitue un exemple de distribution écogéographique au hasard car les différences génétiques entre les diverses populations ne semblent pas en corrélation avec des différences d'habitat.

Au contraire, de nombreuses variations géographiques analysées, surtout chez les Oiseaux (E. Mayr, 1942, 1947; A. Keast, 1961) et les Insectes Orthoptères (R. E. Blackith, 1957, 1960), Lépidoptères (B. Petersen, 1952) et Drosophiles (T. Dobzhansky et coll., 1944, 1951; H. D. Stalker et H. L. Carson, 1947; A. Prevosti, 1954, 1955; R. K. Misra, 1964, 1966) semblent liées à des différences écologiques; il faut souligner que, pour ces espèces terrestres, la multiplication des micro-climats constitue un facteur d'isolement très efficace.

Selon Mayr, l'isolement géographique, accompagné d'un isolement écologique, constitue l'étape initiale indispensable à toute spéciation ou sub-spéciation. Cependant, dans l'état actuel d'évolution des *Jaera* (*albifrons*) *albifrons*, toutes les populations analysées sont génétiquement encore très proches les unes des autres et leur isolement partiel est certainement dû au hasard; il ne saurait donc être question de créer une subdivision taxinomique de l'espèce, tout au plus pourrait-on parler de deux « morphes » au sens de Semenov (1966). La superespèce *Jaera albifrons* comprend donc cinq espèces bien distinctes : (*albifrons*) *albifrons*, toutes les populations analysées sont génétique-*albifrons*, *forsmani*, *ischiosetosa*, *posthirsuta* et *praehirsuta*.

Cette étude de systématique évolutive a donc permis essentiellement, d'une part, de résoudre le problème taxinomique de la distinction entre « *albifrons* » et « *syei* », d'autre part, de mettre en évidence et d'analyser un exemple de variation très importante de plusieurs caractères d'une espèce.

Cependant, afin de préciser plus nettement encore les causes de cette importante variation, il serait souhaitable d'entreprendre l'analyse d'autres populations, notamment norvégiennes et américaines, de

l'espèce *J.* (*albifrons*) *albifrons* et surtout d'effectuer une mesure précise des facteurs écologiques en chaque station de récolte.

De plus, j'envisage de tenter la sélection expérimentale d'un caractère polygénique tel que la sétosité des lobes sexuels, d'une manière analogue à celle qui a été utilisée pour les ovarioles de la drosophile (travaux de G. Teissier et ses collaborateurs, décrits dans C. Petit, 1967).

Enfin, dans le domaine de la technique biométrique, l'application, actuellement en cours, de l'analyse canonique permettra peut-être des comparaisons globales plus précises des populations et ainsi l'appréciation des « distances » qui les séparent.

BIBLIOGRAPHIE

1966. Amadon (D.). — The superspecies concept. *Syst. Zool.*, **15**, 245-249.

1965. Ayala (F. J.). — Sibling species of the *Drosophila serrata* group. *Evolution*, **19**, 538-545.

1957. Blackith (R. E.). — Polymorphism in some Australian locusts and grasshoppers. *Biometrics*, **13**, 183-196.

1960. Blackith (R. E.). — A synthesis of multivariate techniques to distinguish patterns of growth in grasshoppers. *Biometrics*, **16**, 28-40.

1950. Bocquet (C.). — Le problème taxonomique des *Jaera marina* (Fabr.) (= *J. albifrons* Leach). *C. R. Acad. Sc.*, **230**, 132-134.

1953. Bocquet (C.). — Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). *Arch. Zool. exp. gén.*, **90**, 187-450.

1954 *a*. Bocquet (C.). — Modalités et mécanismes de la spéciation chez deux Crustacés marins. *Bull. Soc. Zool. France*, **78**, 276-286.

1954 *b*. Bocquet (C.). — Evolution of a Superspecies of Isopods. *Systematic Zoology*, **3**, 148-162.

1967. Bocquet (C.). — Notice sur les Titres et Travaux Scientifiques.

1963. Bocquet (C.), Prunus (G.). — Recherches complémentaires sur le polytypisme de la super-espèce *Jaera albifrons* Leach = *Jaera marina* (Fabricius). I — Redescription de l'espèce *Jaera* (*albifrons*) *posthirsuta* Forsman. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **XCVII**, 343-353.

1964. Bocquet (C.), Prunus (G.). — Recherches complémentaires sur le polytypisme de la super-espèce *Jaera albifrons* Leach = *Jaera marina* (Fabricius). II — Caractères biométriques des *Jaera* (*albifrons*) *posthirsuta* Forsman. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **98**, 409-413.

1967. Bocquet (C.), Prunus (G.). — Comparaison biométrique de deux populations de l'espèce *Jaera* (*albifrons*) syei Bocquet. *Arch. Zool. exp. gén.*, **108**, 83-96.

1967. Boësiger (E.). — La signification évolutive du polygénotypisme des populations naturelles. *Année Biologique*, **6**, 445-464.

1964. Cals-Usciati (J.). — Etude comparative de caractères biométriques en fonction de l'oirgine géographique de diverses souches de *Drosophila melanogaster*. *Ann. Génét.*, **7**, 56-66.

1960. Carson (H. L.). — Genetic conditions which promote or retard the formation of species. *Cold. Spr. Harbor Symp. Quant. Biol.*, **24**, 78-105.

1966. Cléret (J. J.). — Le rapport numérique des sexes dans quelques populations naturelles de *Jaera albifrons* Leach. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, **10**, 155-161.

1956. Cousin (G.). — Biométrie et définitions de morphologie quantitative des espèces et de leurs hybrides. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **80**, 389-465.

1965 *a*. Cuzin-Roudy (J.). — Essai de comparaison de la croissance relative des deux espèces *Notonecta maculata* F. et *Notonecta undulata*. *C. R. Acad. Sci.*, **260**, 2069-2072.

1965 *b*. Cuzin-Roudy (J.). — Sur la croissance relative de *Notonecta maculata* F. (Inst. Hétéropt.). *C. R. Acad. Sci.*, **260**, 697-700.

1965. Dagnelie (P.). — A propos de quelques méthodes de comparaisons multiples de moyennes. *Biométrie, Praximétrie*, **6**, 3-4.

1966. Davidson (R. A.), Dunn (R. A.). — A new biometric approach to systematic problems. *Bioscience*, **16**, 528-36.

1944. Dobzhansky (T.), Epling (C.). — Taxonomy, geographic distribution and ecology of *Drosophila pseudobscura* and its relatives. *Publi. Carnegie Inst. Washington*, **554**, 1-46.

1951. Dobzhansky (Th.). — Genetics and the origin of the species. Columbia Univ. Press. 3e Edit.

1780. Fabricius (O.). — Fauna Groenlandica (Hafniae et Lipsiae, p. 252).

1936. Fisher (R. A.). — The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Ann. Eugen.*, **7**, 179.

1946. Fisher (R. A.). — Statistical methods for research workers. Oliver and Boyd, London.

1948. Fisher (R. A.), Yates (F.). — Statistical tables for biological, agricultural and medical research. Oliver and Boyd, London.

1944. Forsman (B.). — Beobachtungen über *Jaera albifrons* Leach an der schwodischen West Küste. *Ark. F. Zool.*, **35 A**, 1-33.

1949. Forsman (B.). — Weitere Studien über die Rassen von *Jaera albifrons* L. *Zool. Bid. f. Uppsala*, **27**, 451-463.

1962. Gruner (H. E.). — *Jaera albifrons* (Crustacea Isopoda) und ihre Unterarten an den deutschen Küsten. *Abh. Verh. Naturw. Ver. Hamburg*, **6**, 197-208.

1965. Haahtela (I.). — Morphology, habitats and distribution of species of the *J. albifrons* group in Finland. *Ann. Zool. Fennici*, **2**, 309-314.

1968. Harvey (C. E.), Naylor (E.). — The taxonomic status of *Jaera albifrons* syei Bocquet (Isopoda, Asellota). *Crustaceana*, **14**, 185-193.

1933. Hotelling (H.). — Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *J. Educ. Psych.*, **24**, 417-41, 498-520.

1964. Hussey (B.). — A note on *Jaera albifrons* in Olderfjörden (Troms County). *Astarte*, **24**, 1-4.

1936. Huxley (J. S.). — Growth gradients in the abdominal limbs of the shore-crab. *Nature*, **137**, 668-670.

1936. Huxley (J. S.), Teissier (G.). — Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *C. R. Soc. Biol.*, **121**, 934-936.

1959. Jolicœur (P.). — Multivariate geographical variation in the wolf *Canis lupus*. *Evolution*, **13**, 283-299.

1963. Jolicœur (P.). — The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*, **19**, 497-499.

1965. Jolicœur (P.). — Calcul d'un intervalle de confiance pour la pente de l'axe majeur de la distribution normale de deux variables. *Biom. Praximétrie*, **VI**, 1.

1961. Keast (A.). — Bird speciation of the australian continent. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, **123**, 305-495.

1938. Kesselyak (A.). — Die Arten der Gattung *Jaera Leach* (Isopoda, Asellota). *Zoll. Jahrb. Abt. f. Syst., Oko., Geog. d. Fiere*, **71**, 219-252.

1813-1814. Leach (W. E.). — Crustaceology. *Edinburgh Encyclopedia*, **7**, 434.

1964. Lecher (P.). — Recherches complémentaires sur le polytypisme de la super-espèce *Jaera albifrons* Leach = *Jaera marina* (Fabricius). III — Etude chromosomique de différentes populations de *Jaera* (*albifrons*) *syei* Bocquet. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **XCVIII**, 415-431.

1967. Lécher (P.). — Analyse cytophotométrique du polymorphisme chromosomique robertsonien chez l'Isopode *Jaera* (*albifrons*) syei Bocquet. *Arch. Zool. exp. gén.*, **108**, 503-509.

1968. Lécher (P.). — Cytogénétique de l'hybridation expérimentale et naturelle chez l'Isopode *Jaera* (*albifrons*) *syei* Bocquet. *Arch. Zool. exp. gén.*, **108**, 633-698.

1967. Levine (L.), Carmody (G. R.). — Opposite heterotic effects on male weights of reciprocal species hybrids. *Am. Nat.*, **101**, 189-191.

1964. L'Héritier (P.). — Cours sur l'évolution (certificat de Biologie générale).

1941. Mather (K.). — Variation and selection of polygenic character. *J. Genet.*, **41**, 159-193.

1939. Mather (K.), Dobzhansky (T.). — Morphological differences between the « races » of *Drosophila pseudobscura*. *Am. Nat.*, **73**, 5-25.

1944. Mayr (E.). — Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, N. Y.

1947. Mayr (E.). — Ecological factors in speciation. *Evolution*, **1**, 263-283.

1963. Mayr (E.). — Animal species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge Massach.

1965. Misra (R. K.). — Intra- and inter-specific competition in two sibling species of *Drosophila*, *D. melanogaster* and *D. simulans*. I — Quantitative study of inheritance of body-size and correlated responses in fecundity and fertily in *D. melanogaster*. *J. Genet.*, **59**, 88-107.

1966 *a*. Misra (R. K.). — Vectorial analysis for genetic clines in body dimensions in populations of *Drosophila subobscura* et *robusta*. *Biometrics*, **22**, 469-87.

1966 *b*. Misra (R. K.). — Intra-and interspecific competition in two sibling species of *Drosophila*. II — Inheritance of body-size and correlated responses in fecundity and fertility of *D. simulans*. *J. Genetics*, **59**, 275-82.

1964. Misra (R. K.), Reeve (E. C. R.). — Clines in body dimensions in populations of *Drosophila subobscura*. *Genet. res.*, **5**, 240-256.

1965. Naylor (E.), Haahtela (J.). — Habitat preferences and interspersion of species within the superspecies *Jaera albifrons*. *J. Anim. Ecol.*, **35**, 1.

1961. Naylor (E.), Slinn (D. J.), Spooner (G. M.). — Observations on the british species of *Jaera*. *J. mar. Biol. Ass. U. K.*, **41**, 817-828.

1952. Petersen (B.). — Studies on geographic variation of allometry in some European Lepidoptera. *Zool. Bidrag. Uppsala*, **29**, 1-38.

1967. Petit (C.). — Génétique et Evolution (Colection Méthodes, Hermann).

1954. Prevosti (A.). — Variation geogràfica de varios caracteres cuantitatives en poblaciones catanalas de *Drosophila subobscura*. *Genet. Iberica*, **6**, 33-68.

1955. Prevosti (A.). — Geographical variability in quantitative traits in populations of *Drosophila subobscura*. *Cold. Sp. H. Symp. Q. Biol.*, **20**, 294-299.

1963. Prunus (G.). — Sur l'existence d'un dimorphisme chez les mâles d'une population de *Jaera marina syei* Bocquet. *C. R. Acad. Sci.*, **256**, 2043-2045.

1966. Prunus (G.). — Le caractère « supermâle » de *Jaera* (*albifrons*) *syei* Bocquet et son déterminisme génétique. *Arch. Zool. exp. gén.*, **107**, 669-676.

1967. Prunus (G.). — Variabilité intra-spécifique de la sétosité des lobes sexuels chez l'Isopode *Jaera albifrons* Leach. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, **8**, 333-343.

1968. Prunus (G.). — Etude biométrique comparée de deux populations et de leurs hybrides expérimentaux chez l'Isopode *Jaera* (*albifrons*) *syei* Bocquet. *Arch. Zool. exp. gén.*, **109**, 88-106.

1952. Rao (C. R.). — Advanced statistical methods in biometric research. John Wiley and Sons, New York.

1940. Reeve (E. C. R.). — Relative growth in the snout of anteaters. A study in the application of quantitative methods to systematics. *Proc. Zool. Soc. London*, A, **110**, 47-80.

1942. Reeve (E. C. R.). — A statistical analysis of taxonomic differences with the genus *Tamandua* Gray. *Proc. Zool. Soc. London*, A, **111**, 279-302.

1945. Reeve (E. C. R.), Huxley (J. S.). — Some problems in the study of allometric growth. « Essays on Growth and Form ». University Press, London, 121-156.

1966. Rouvier (R.). — L'analyse en composantes principales : son utilisation en génétique et ses rapports avec l'analyse discriminatoire. *Biometrics*, **22**, 343-357.

1963. Savage (J. M.). — Evolution. Modern Biology Series.

1966. Semenov (A.). — Analyses bibliographiques. *Revue russe entom.*, **6**, 77-79, 107-111 (en russe).

1953. Simpson (G. C.). — The major features of evolution. Columbia. Univ. Press, N. Y.

1946. Snedecor (G. W.). — Statistical methods (Iowa State College Press).

1967. Solignac (M.). — Etude d'une forme nouvelle, *Paucahirsuta*, de l'espèce *Jaera* (*albifrons*) *praehirsuta* (Isopodes asellotes). *Arch. Zool. exp. gén.*, **108**, 139-154.

1954. Staiger (H.), Bocquet (C.). — Cytological demonstration of female heterogamety in Isopods. *Experientia*, **10**, 64-66.

1956. Staiger (H.), Bocquet (C.). — Les chromosomes de la super-espèce *Jaera marina* et quelques autres Janiridae (Isopodes). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **90**, 1-32.

1947. Stalker (H. D.), Carson (H. L.). — Morphological variation in natural populations of *Drosophila robusta*. *Evolution*, **1**, 237-248.

1887. Sye (C. G.). — Beiträge zur Anatomie une Histologie von *Jaera marina*. Inaug. Dissert. Univ. Kiel., 37 p.

1933 *a*. Teissier (G.). — Etude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata* L. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **67**, 401-444.

1933 *b*. Teissier (G.). — Les lois élémentaires de la croissance. *Ann. et Bull. Soc. Roy. Sci. Méd. et Nat. Bruxelles*, **3-4**, 1-42.

1935 *a*. Teissier (G.). — Croissance des variants sexuels chez *Maia squinado* L. *Trav. St. Biol. Roscoff*, **13**, 93-130.

1935 *b*. Teissier (G.). — Les procédés d'étude de la croissance relative. *Bull. Soc. Zool. France*, **60**, 292-307.

1937. Teissier (G.). — Comparaison biométrique de deux espèces du genre *Maia* (Crustacés Brachyoures). *C. R. Acad. Sci.*, **204**, 67.

1948. Teissier (G.). — La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4**, 14-53.

1955 *a*. Teissier (G.). — Grandeur de référence et allométrie de taille chez *Maia squinado*. *C. R. Acad. Sci.*, **240**, 364-366.

1955 *b*. Teissier (G.). — Allométrie de taille et variabilité chez *Maia squinado*. *Arch. Zool. exp. gén.*, **92**, 221-264.

1955 *c*. Teissier (G.). — Sur la détermination de l'axe d'un nuage rectiligne de points. *Biometrics*, **11**, 344-357.

1958. Teissier (G.). — Distinction biométrique des *Drosophila melanogaster* françaises et japonaises. *Ann. Génét.*, **1**, 2-10.

1961. Teissier (G.). — Choix des paramètres définissant une relation structurale linéaire dans la pratique boimétrique. *Biométrie-Praximétrie*. **2**, 137-58.

1960. Vessereau (A.). — Méthodes statistiques en biologie et en agronomie. J.B. Baillière et Fils, Paris, Editeurs.

1965. Winge (H.). — Interspecifie hybridation between the six cryptic species of *Drosophila willistoni* group. *Heredity*, **20**, 9-19.

1950. Yates (F.). — The place of statistics in the study of grawth and form. *Proc. Roy. Soc. B.*, **137**, 479-488.

IMPRIMERIE LOUIS JEAN - GAP